MISSOURI BOTANICAL
NOV 5 1980
GARDEN LIBRARY

ISSN 0181-0634

QK1
.B9223
1980
Ser. 4
V. 2

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

THE HECKMAN BINDERY, INC. N. MANCHESTER, INDIANA

SECTION B

botanique

biologie et écologie
végétales
phytochimie

...ERIE T. 2 1980 N° 1

Mars 1980


SHOUT
SHARE
IT

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeurs : Prs E.-R. Brygoo et M. Vachon.

Comité de rédaction : MM. et Mmes M.-L. Bauchot, E.-R. Brygoo, J. Dorst, P. Dupérier, C. Dupuis, J. Fabriès, J.-C. Fischer, N. Hallé, J.-L. Hamel, S. Jovet, R. Laffitte, Y. Laissus, C. Lévi, D. Molho, C. Monniot, M. Vachon.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements** et **achats au numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1980

Abonnement général : 640 F.

Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.

Section B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.

Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

4e série

SECTION B

Botanique
Biologie et Écologie végétales
Phytochimie

Tome 2 — 1980

PARIS
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 5e

Section B

SOMMAIRE

Balazuc, J. — Laboulbéniales nouvelles (Ascomycètes), parasites de Coléoptères et de Diptères. nº 2 : 209-219

Bruneye, L. — Végétation des affleurements de serpentine du département de la Corrèze.. nº 1 : 49-78

Bruneton, J. — Voir Lavault, M.

Carbonnier, J. — Voir Massias, M.

Carbonnier-Jarreau, M.-C. — Voir Guyot, M.

Cerceau-Larrival, M.-T. — Voir Guyot, M.

Debray, M.-M. — Voir Lavault, M.

Derouet, L. — Voir Guyot, M.

Dupuy, P., et M. Guédès. — Documents tératologiques pour servir à l'étude morphologique des Angiospermes. . . . . nº 2 : 83-144

Guédès, M. — Voir Dupuy, P.

Guyot, M., M.-T. Cerceau-Larrival, M.-C. Carbonnier-Jarreau, L. Derouet et J. Relot. — Corrélations entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidées (Ombellifères) . . . . nº 4 : 341-385

Jacques-Félix, H., et J. Mouton. — Identification des Memecyleae (Melastomataceae) de l'Ouest-Africain d'après leurs caractères végétatifs. . . . . nº 1 : 3-19

Lavault, M., M.-M. Debray et J. Bruneton. — Constituants alcaloïdiques des feuilles de *Hernandia cordigera*. . . . . nº 4 : 387-389

Massias, M., J. Carbonnier et D. Molho. — Constituants de *Gentiana montserratii* Vivant (Gentianaceae). . . . . nº 2 : 221-222

Molho, D. — Voir Massias, M.

Mouton, J. — Voir Jacques-Félix, H.

Nigaud, M. — Relations entre la structure exinique, la morphologie tectale du pollen, les conditions climatiques et écologiques chez certaines espèces du genre *Peucedanum* L. (Umbelliferae). . . . . nº 3 : 263-277

Paradis, G. — Un cas particulier de zones dénudées dans les mangroves d'Afrique de l'Ouest : celles dues à l'extraction de sel. . . . . nº 3 : 227-261

Reduron, J.-P. — La morphologie florale des espèces françaises de *Peucedanum* (Umbelliferae) en liaison avec leur écologie et leur palynologie. . . . . nº 3 : 279-292

Relot, J. — Voir Guyot, M.

Sevrin-Reyssac, J. — Recherches sur le phytoplancton de la côte brésilienne (aspect qualitatif et quantitatif, biogéographie). Essai de comparaison avec les populations de l'Ouest-Africain. . . . . nº 4 : 295-339

Tell, G. — Les Euglénophytes chlorophylliens du nord-est de l'Argentine.... nº 1 : 21-47
— Le genre *Staurastrum* (Algues Chlorophycées, Desmidiées) dans le nord-est de l'Argentine .... nº 2 : 145-207

Dates de diffusion de la section B, 2, 1980 :

1er trimestre : 31 juillet 1980
2e trimestre : 31 octobre 1980
3e trimestre : 31 décembre 1980
4e trimestre : 13 mai 1981

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 2, 1980, section B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), nº 1

SOMMAIRE

H. Jacques-Félix et J. Mouton. — Identification des Memecyleae (Melastomataceae) de l'Ouest-Africain d'après leurs caractères végétatifs 3

G. Tell. — Les Euglénophytes chlorophylliens du nord-est de l'Argentine 21

L. Brunerye. — Végétation des affleurements de serpentine du département de la Corrèze 49

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, no 1 : 3-19.

Identification des Memecyleae (Melastomataceae) de l'Ouest-Africain d'après leurs caractères végétatifs

par Henri Jacques-Félix et Jean Mouton *

Résumé. — Clé dichotomique, basée sur les caractères végétatifs, des genres *Memecylon, Spathandra* et *Warneckea,* de l'Ouest-Africain. Liste ordonnée des vingt-quatre espèces admises.

Abstract. — Dichotomic and illustrated key, based on vegetative characters, of all West-African species of *Memecylon, Spathandra* and *Warneckea* (Melastomataceae). Alphabetic index of the 24 admitted species.

Zusammenfassung. — Ein, auf den ungeschlechtlichen Merkmalen, begründeter Bestimmungsschlüssel für *Memecylon, Spathandra* u. *Warneckea* Gattungen (Melastomataceae) von West-Afrika. Ein alphabetisches Verzeichnis ist für den 24 zugelassenen Arten aufgestellt.

Resumen. — Clave de identificación, apoyada en las características vegetatívas de los generos *Memecylon, Spathandra* y *Warneckea* (Melastomataceae) del Oeste-Africano. Lista alfabética de las 24 especies validas.

Si l'on est tenté d'échantillonner les Memecyleae en toutes saisons, du fait que ce sont des arbres et arbustes sempervirents, leur identification, sur le terrain ou en herbier, est plus difficile, car elles sont souvent dépourvues de fleurs et de fruits, dont les caractères sont partiellement utilisés dans les ouvrages floristiques classiques.

Nous nous proposons de faciliter la reconnaissance des espèces de l'Ouest-Africain (aire de la F.W.T.A.), grâce à une clé dichotomique, exclusivement basée sur des caractères végétatifs, et illustrée de dessins au trait représentant une feuille typique de chacune d'elles. Toutefois, en raison de la variabilité normale des feuilles, surtout quant à leurs dimensions, et en raison aussi du mode imparfait de représentation, il est bien évident que ces figures n'ont qu'une valeur indicative.

Toutes les feuilles figurées sont réduites aux 3/4 de leurs dimensions. Elles sont vues par leur face supérieure : le côté gauche montre la nervation telle qu'elle apparaît normalement ; le côté droit montre la nervation telle que l'on peut la voir par transparence, face à une source lumineuse. Une feuille fraîche, ou réhydratée, est plus transparente qu'une feuille sèche. Les caractères foliaires des Memecyleae ont fait l'objet d'études antérieures auxquelles nous renvoyons.

* *Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.*

Caractères des Memecyleae, permettant de les distinguer d'espèces présentant des convergences morphologiques

Les erreurs les plus fréquentes concernent soit les *Memecylon*, dont les feuilles « uninerviées » sont parfois confondues avec celles des *Eugenia*, de la famille voisine des Myrtaceae, soit les *Warneckea*, dont les feuilles, lisses et « plurinerviées », sont parfois confondues avec celles de certains *Strychnos*, qui ne sont, eux, aucunement apparentés.

1 — *La croissance est monopodiale.* — Selon A. J. M. Leeuwenberg, il est possible de reconnaître les jeunes sujets de Memecyleae à ce que l'axe primaire poursuit sa croissance en émettant des rameaux latéraux plagiotropes, alors que la croissance est sympodiale chez les *Strychnos*, dont la tige est formée par la succession annuelle de rameaux de remplacement.

2 — *Les rameaux sont fréquemment quadrangulaires ; glabres, à la seule exception de* Warneckea blakeoides *var.* fleuryi ; *jamais spinescents, ni crochus ; les nœuds ne portent aucune trace stipulaire.* — Chez les *Strychnos*, les rameaux sont rarement quadrangulaires ; diversement glabres ou pubescents selon les espèces ; parfois pourvus d'aiguillons sur les entrenœuds ; parfois modifiés en épines axillaires ou en crampons ; le nœud porte généralement un bourrelet interpétiolaire, même lorsque les stipules sont réduites ou tombées.

3 — *Le bois des Memecyleae présente des plages de liber.* — Cette particularité, visible à la loupe sur coupe transversale, existe également chez certains *Strychnos*, mais elle manque chez les Myrtaceae.

4 — *Les feuilles n'ont pas de glandes.* — Ce caractère permet d'écarter immédiatement les Myrtaceae, dont les feuilles présentent des glandes bien visibles par transparence.

5 — *Les feuilles ont souvent des sclérites.* — Les genres *Memecylon* et *Spathandra* ont toujours des sclérites foliaires. Les *Warneckea* en sont généralement dépourvus, mais d'autres caractères, seulement de valeur indicative, permettent de les distinguer.

	Warneckea	*Strychnos*
Marge	± égale de bas en haut (isotone)	+ large à la base (basitone)
Nervures convergentes	curvilignes, au moins à la base	coarquées dès la base [1]
Nervures transversales	droites	droites, puis infléchies sur la convergente
Réticulum	polygonal	étiré transversalement
Nervilles terminales	sigmoïdes	droites

1. Ce peut être le caractère de certains *Memecylon*, le n° 14 par exemple, mais alors ils présentent des sclérites.

En conclusion, il est toujours possible de distinguer les Memecyleae des *Eugenia* et *Strychnos*.

Caractères utilisables pour la distinction des genres et espèces de Memecyleae

1. Plantules

Les caractères des plantules prolongent ceux de l'embryon et permettent de distinguer les trois genres. Chez les plantules de *Memecylon* et de *Spathandra*, les cotylédons sont épigés et déployés en organe assimilateur ; ils sont réniformes, avec nervation flabellée, chez les *Memecylon* (pl. III, A) ; transversalement oblongs, avec nervation bilatérale, chez les *Spathandra* (pl. III, B). Le seul cotylédon développé des plantules de *Warneckea* est globuleux, charnu, hypogé, et reste inclus dans l'enveloppe de la graine (pl. III, C).

2. Rameaux

Il semble que toutes les espèces aient des rameaux quadrangulaires à l'état de plantule. Par la suite, certaines ont des rameaux arrondis, ou obscurément bisillonnés, même sur les jeunes entrenœuds ; d'autres ont des rameaux d'abord quadrangulaires, puis qui s'arrondissent très tôt ; d'autres, enfin, ont des rameaux qui restent franchement quadrangulaires, sinon ailés, sur les entrenœuds déjà âgés. Ce caractère n'est donc pas sans valeur et permet de distinguer des espèces voisines par ailleurs.

3. Feuilles

Les caractères foliaires portent sur l'architecture et la structure (sclérites) de l'appareil vasculaire ; sur la morphologie et la biométrie du limbe.

Les caractères distinctifs de *la nervation primaire* tiennent aux rapports de prédominance et de position entre la nervure médiane et les « convergentes ». Ils permettent de distinguer les *Memecylon*, à feuilles « uninerviées », des *Spathandra* et *Warneckea*, à feuilles « plurinerviées ».

Les sclérites foliaires ont une valeur générique. Les *Memecylon* sont toujours pourvus de sclérites filiformes, dont la présence se traduit en morphologie externe par la surface irrégulière (surtout l'inférieure) du limbe, ou par la déchirure fibreuse de feuilles fraîches ou réhydratées (pl. III, D). Les *Spathandra* n'ont jamais de sclérites filiformes, mais ils ont constamment des sclérites massives, anguleuses, qui donnent un aspect grenu aux épidermes (pl. III, 16 et 17). Les *Warneckea* sont généralement dépourvus de sclérites, et ont des feuilles lisses. Ou bien quelques espèces présentent, constamment ou non, des sclérites peu développées, globuleuses, réparties sur tout le limbe, ou localisées le long de la nervure médiane, et qui ne se manifestent que par une granulation imprécise et clairsemée (n^{os} 22 et 23). Un autre aspect de surface, à ne pas confondre avec celui des sclérites, est dû à la présence de macles d'oxalate de calcium, alignées au-dessus des nervures, comme chez *W. golaensis*, par exemple.

Morphologie du limbe : La morphologie foliaire est homogène tout au long du rameau, ce qui autorise son emploi pour les déterminations. Nous employons quelques termes plus spécialement adaptés aux feuilles des Memecyleae. Les « convergentes principales » sont

deux nervures primaires, dont les traces existent dans le pétiole, et qui, après un trajet curviligne, convergent au sommet avec la médiane. Parfois peu visibles et submarginales chez les *Memecylon* « uninerviés », elles sont nettement plus visibles chez les *Spathandra* et *Warneckea* « plurinerviés ». Des « convergentes additionnelles », normalement incomplètes, et plus ténues, peuvent s'ajouter aux précédentes. La « marge », délimitée par les convergentes principales et le bord du limbe, est souvent un bon critère, tant par sa largeur relative qu'absolue. La feuille « lancéée » (*lanceatus*) est une feuille allongée, cunée vers le haut, dont la plus grande largeur se situe vers le bas. La feuille « lancéolée » (*lanceolatus*) est cunée aux deux extrémités, la plus grande largeur se situant vers le milieu [1].

Biométrie du limbe : Les caractères biométriques, utilisés dans les clés, doivent être utilisés avec prudence. Les premières feuilles saisonnières sont plus petites et persistent ultérieurement : les chiffres minima les concernent, alors que les maxima s'appliquent aux feuilles initiées ultérieurement. Ces dernières sont les seules qui soient « caractéristiques » de l'espèce. Nous en donnons les deux dimensions, longueur et largeur, ainsi que leur rapport, L/l, ou « finesse du limbe ». Ce critère est, certes, fluctuant, mais il est déterminé par un facteur génétique, créant des classes foliaires autour de 1-2-3 et 4. La gamme des longueurs s'étend de 1 à 30 pour les espèces africaines, et tous les auteurs s'accordent à lui donner une valeur systématique. En Afrique occidentale, nous n'observons pas d'écart aussi grand, car nous n'avons pas d'espèces microphylles, comme il en existe à Madagascar et en Afrique orientale, où elles constituent une unité systématique distincte. Le nombre des nervures secondaires, ou « transversales », est compté de la base du limbe jusqu'à l'acumen exclu. L' « émergence » de ces nervures est l'angle qu'elles forment avec la médiane. On doit la mesurer à mi-limbe, car il existe un léger gradient de la base au sommet. Elle n'a de valeur distinctive que pour les angles peu habituels, inférieurs ou supérieurs à 60-70°. L' « écartement » est la dimension orthogonale comprise entre deux nervures secondaires adjacentes. C'est un critère de valeur relative, qui traduit cependant la densité de la nervation.

Pétiole : Le pétiole est toujours court ; ses dimensions ne varient guère que de 0 à 15 mm, et ses caractères sont peu utilisables.

Clé des genres et des espèces [2]

1. — Feuilles « uninerviées » (pl. I-II) : nervure médiane seule visible, ou prédominante (pl. I) ; si les convergentes sont visibles, elles sont coarquées dès la base et restent plus ténues que la médiane (pl. II) ; nervures intercalaires obsolètes, ± parallèles aux transversales ; faces foliaires, surtout l'inférieure, fripées par la présence de sclérites filiformes, que la déchirure d'une feuille, fraîche ou réhydratée, fait apparaître (pl. III, D)........ I. *Memecylon*

— Feuilles « plurinerviées » (pl. III-IV) : convergentes presque équivalentes à la médiane, au moins à la base où elles ne sont pas coarquées par les transversales ; ± écartées du bord du limbe, elles laissent généralement place à des additionnelles ± coarquées ; la nervation, intercalaire et tertiaire, forme un réseau polygonal ± visible.................. 2

2. — Faces foliaires, surtout l'inférieure, visiblement grenues à l'œil nu, ou à la loupe × 10 (voir n° 17) ; rameaux arrondis (pl. III, 16-17).................... II. *Spathandra*

— Faces foliaires lisses ; si elles sont granulées (n^{os} 22 et 23), les rameaux sont 4-angulaires et, parfois, les feuilles sont auriculées (pl. IV)...................... III. *Warneckea*

1. Ces termes n'excluent pas ceux d'ovale (*ovatus*) et d'elliptique (*ellipticus*) dont ils précisent seulement la forme des extrémités.

2. Les numéros d'ordre sont également ceux des illustrations.

I. Memecylon

1. — Feuilles longues de 18 cm ou davantage, cunées à la base, acuminées au sommet ; L/l égal ou supérieur à trois 2

— Feuilles moins de 15 cm , si elles atteignent (exceptionnellement) plus de 15 cm, elles sont largement elliptiques : L/l # 2 (voir *M. engleranum*) ; ou le pétiole est aplati et la côte médiane carénée (voir *M. lateriflorum*) 3

2. — Feuilles oblongues, jusqu'à 8 × 25 cm ; L/l = 3,5 ; de 24 à 28 paires de nervures transversales, obscures ainsi que les convergentes peu coarquées à 1-2 mm du bord . . . . 9. *M. memoratum*

— Feuilles elliptiques, jusqu'à 7,5 × 22 cm ; L/l = 3 ; de 16 à 18 paires de nervures transversales, assez bien visibles, ainsi que les convergentes coarquées à 2-3 mm du bord . . . . . . 15. *M. liberiae*

3. — Feuilles obtuses, ou obscurément acuminées au sommet, environ 3-5 × 6-14 cm ; de 4 à 6 paires de nervures transversales très obliques : émergence entre 50° et 60°, écartées de 8 à 10 mm, mollement saillantes au-dessus. . . . . 8. *M. normandii*

— Feuilles ± acuminées ; transversales moins redressées : émergence entre 60° et 90°. . 4

4. — Marge large de 2 mm ou davantage ; nervation relativement visible (surtout espèces de la sect. *Afzeliana* : pl. II) 5

— Marge de 1 à 2 mm, souvent mal délimitée en raison de la non visibilité des convergentes (surtout espèces des sect. *Mouririoidea* et *Polyanthema* : pl. I) 7

5. — Nervures fortement imprimées dessus, et limbe ± bullé ; marge de 4 à 8 mm ; feuilles d'un vert terne, elliptico-lancéolées à oblongues, jusqu'à 6 × 13 cm ; de 6 à 15 paires de transversales, écartées de 10 mm ; convergentes très coarquées ; additionnelles souvent visibles ; rameaux 4-ailés . . . . 14. *M. zenkeri*

— Nervures, sauf la médiane, non imprimées dessus, limbe non bullé ; marge de 3 à 4 mm. 6

6. — De 14 à 16 paires de transversales, non saillantes dessus, écartées de 4 à 6 mm, souvent bifurquées ; convergentes modérément coarquées ; marge de 2 mm. Feuilles elliptiques à lancéées, 3-6 × 8-14 cm, cunées à la base, brusquement acuminées ; rameaux 2-sillonnés, ou ± 4-angulaires . . . . 11. *M. aylmeri*

— De 8 à 12 paires de transversales, souvent un peu saillantes au-dessus, écartées de 10 mm environ ; marge de 3 mm ; convergentes additionnelles parfois visibles. Feuilles lancéées à largement elliptiques ; 6-9 × 14-18 cm ; pétiole souvent renflé à son insertion ; rameaux arrondis . . . . 12. *M. engleranum*

7. — Rameaux 4-angulaires, ou 4-ailés 8

— Rameaux arrondis, ou obscurément 2-sillonnés 10

8. — Feuilles largement elliptiques : L/l = 1,7 à 2 ; acumen de 8 à 10 mm. Limbe 3-4 × 6-7 cm ; de 6 à 7 paires de transversales, écartées de 5 à 7 mm ; convergentes peu coarquées ; marge de 1 à 2 mm (variété non figurée). . . . . 10 a. *M. afzelii* var. *amoenum*

— Feuilles elliptiques, lancéolées, ou ovato-lancéées ; L/l supérieur à 2 ; acumen plus de 10 mm 9

9. — Feuilles ovato-lancéées, 2,5 — 3 × 6-8 cm ; de 8 à 10 paires de transversales, à émergence voisine de 80°, peu différentes des intercalaires ; espèce des forêts de l'Ouest et du Cameroun. 3. *M. occultum*

— Feuilles elliptiques à oblongo-elliptiques, 3,5-5 × 7-12 cm ; de 8 à 14 paires de transversales, à émergence d'environ 60°-70° ; espèce de la région d'Oban (S. Nigéria). . . . . . 13. *M. candidum*

10. — Espèces de la région d'Oban (Nigéria SE) ou du Cameroun occidental.......... 11
— Espèces de l'Ouest-Africain.. 12

11. — Feuilles elliptiques à oblongo-elliptiques, brusquement acuminées ; 3-5(7) × 8-11(14) cm ; de 10 à 12 paires de transversales écartées de 4 à 7 mm, souvent bifurquées ; espèce de plaine.. 5. *M. myrianthum*
— Feuilles elliptico-lancéolées, et progressivement acuminées, ou oblancéolées et acumen abrupt ; 2,5-4 × 5-9 cm ; de 6 à 8 paires de transversales, souvent bifurquées et irrégulièrement écartées ; espèce de colline.............................. 6. *M. dasyanthum*

12. — Feuilles oblongo-elliptiques à elliptiques ; généralement longues de plus de 10 cm, et brusquement acuminées.. 13
— Feuilles diversement elliptiques, lancéées à lancéolées....................... 14

13. — Feuilles 3,5 × 10-14 cm ; de 10 à 12 paires de transversales, écartées de 3 à 4 mm ; convergentes un peu coarquées, marge de 0,5 à 1 mm ; pétiole et côte médiane arrondis...... 7. *M. viride*
— Feuilles 5-7 × 14-20 cm ; de 16 à 18 paires de transversales, écartées de 5 à 7 mm ; convergentes obscures, non coarquées, marge de 1 mm ; pétiole aplati (limbe décurrent), côte médiane carénée à la face inférieure......................... 1. *M. lateriflorum*

14. — Pétiole court, aplati ; côte médiane carénée en dessous ; feuilles coriaces ; transversales nombreuses, obscures, peu distinctes des intercalaires ; convergentes peu arquées. . 15
— Pétiole arrondi, long de 3 à 5 mm, parfois renflé ; feuilles peu coriaces ; pas plus de 10 transversales 16

15. — Feuilles normalement longues de plus de 10 cm, largement elliptiques ; de 16 à 18 paires de transversales.. 1. *M. lateriflorum*
— Feuilles d'environ 5 × 11 cm, lancéolées ; de 12 à 14 paires de transversales............... 2. *M. ramosum*

16. — Feuilles elliptico-lancéolées, atténuées aux deux extrémités, environ 5 × 11 cm ; de 6 à 8 paires de transversales obscures ; convergentes obscures, peu arquées ; pétiole cylindracé.. 4. *M. polyanthemos*
— Feuilles lancéées, largement cunées ou arrondies à la base, environ 5 × 11 cm ; de 8 à 10 paires de transversales obscures ; convergentes coarquées et un peu écartées du bord ; pétiole souvent renflé... 10. *M. afzelii*

II. Spathandra

1. — Feuilles à granulation clairsemée, jamais pubescentes ; largement elliptiques à ovales, parfois arrondies à la base, mais toujours cunées sur le pétiole ; environ 6 × 12 cm ; marge plus large que le tiers du demi-limbe ; pétiole grêle, long de 5 à 10 mm. . 17. *S. barteri*
— Feuilles (surtout en dessous) densément grenues, parfois pubescentes ; marge moins large que le tiers du demi-limbe... 2

2. — Rameaux, pétiole et nervures des feuilles (face inférieure) glabres ; pétiole robuste, épais de 2 à 4 mm, long de 2 à 5 mm ; feuilles ovales à elliptiques, diversement cunées, arrondies ou subcordées à la base ; 6-10 × 12-18 cm, souvent coriaces ; nervures ± saillantes sur les deux faces.. 16a. *S. blakeoides*
— Rameaux, pétiole et nervures des feuilles (face inférieure) pubescents ; pétiole de 7 à 10 mm, canaliculé ; feuilles elliptiques, largement cunées à la base ; 4,5 × 12 cm, modérément coriaces ; nervures saillantes en dessous............ 16b. *S. blakeoides* var. *fleuryi*

III. **Warneckea**

1. — Nervures non saillantes à la face supérieure du limbe........................ 2

— Nervures saillantes sur les deux faces ; feuilles ovales à lancéées ; environ 5 × 11 cm, coriaces ; espèce héliophile des galeries forestières de montagne, et aussi dans certains fourrés littoraux.. 24. *W. fascicularis*

2. — Feuilles diversement cunées, ou arrondies, à la base, non auriculées ; rameaux arrondis, ou 4-angulaires, non 4-ailés.. 3

— Feuilles auriculées à la base ; rameaux 4-ailés, avec excurrences sous les nœuds. Limbe environ 4-5 × 10-13 cm ; faces à granulation clairsemée, due à des sclérites sphéroïdes. 23. *W. guineensis*

3. — Feuilles « 7-nerviées », normalement avec 2 paires de convergentes additionnelles ; limbe largement ovale, 5-10 × 10-18 cm ; L/l de 1,4 à 1,8 ; convergentes nettement suprabasilaires.. 19. *W. memecyloides*

— Feuilles « 5-nerviées », normalement avec une seule paire de convergentes additionnelles visibles ; diversement elliptiques à lancéées.................................. 4

4. — Feuilles caudées ou acuminées, membraneuses ; espèces forestières.............. 5

— Feuilles obtusément acuminées, ± coriaces ; nervures non ponctuées ; si le limbe est ± membraneux et acuminé, il a plus de 5 × 10 cm.................................... 6

5. — Feuilles acuminées ; non ponctuées sur les nervures à la face supérieure, mais parfois éparsément granulées en dessous ; environ 4 × 8 cm................ 22. *W. membranifolia*

— Feuilles caudées ; ponctuées (loupe × 10) sur les nervures à la face supérieure (cristaux épidermiques d'oxalate de calcium) ; face inférieure pratiquement lisse ; environ 2-3 × 5-7 cm ; espèce forestière de Sierra Léone, Libéria et Côte d'Ivoire.. 20. *W. golaensis*

6. — Feuilles rhombo-lancéolées, 3-4 × 7-8 cm ; espèce collinéenne du Nigéria du Sud...... 21. *W. fosteri*

— Feuilles largement elliptiques à lancéées, largement cunées ou arrondies à la base ; vaste répartition 7

7. — Feuilles elliptiques, environ 7 × 14 cm, coriaces, surfaces lisses ; L/l = 1,8 ; rameaux arrondis ou obscurément 2-sillonnés................ 18a & b. *W. cinnamomoides*

— Feuilles lancéées, 4-5 × 8-16 cm, face inférieure parfois granulée ; L/l = 2,2, membraneuses ; rameaux généralement 4-angulaires.................... 22. *W. membranifolia*

Liste ordonnée des espèces

Nous énumérons ci-après les Memecyleae classées dans l'ordre des genres et des sections. Ce classement et les quelques autres renseignements que nous ajoutons doivent en faciliter l'identification.

I. **Memecylon** Linn.

Embryon avec hypocotyle long ; cotylédons repliés sur l'hypocotyle, foliacés et copieusement chiffonnés. Germination épigée, cotylédons assimilateurs largement déployés (pl. III, A).

Trois sections qu'il est facile et important de reconnaître :

A. — Sect. MOURIRIOIDEA Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 17 : 422 (1978). Pl. I. Lobes du calice épais et valvaires ; persistent sur le fruit sphérique. L'ovaire jeune montre quatre loges en coupe transversale. Feuilles avec nervures transversales nombreuses, parallèles, peu obliques.

1. *Memecylon lateriflorum* (G. Don) Bremek. Caractères de la section. Arbre d'une dizaine de mètres. En forêt et galeries forestières, de la Guinée au Nigéria.

2. *Memecylon ramosum* Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 412, pl. 2 B (1979). Nous avons nommé cette espèce d'après deux spécimens incomplets du Libéria. Il s'agirait d'un arbre d'une quinzaine de mètres, très ramifié, à feuilles petites, à gros fruits solitaires. C'est une espèce à rechercher pour une description complète.

3. *Memecylon occultum* Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 412, pl. 2 A (1979). Espèce bien différente du *M. lateriflorum*, mais mal connue ; probablement rare et peu florifère. Rameaux 4-angulaires, entrenœuds courts, fleurs petites. A été récoltée au Cameroun, au Libéria et probablement aussi en Côte d'Ivoire et au Nimba (spécimens stériles).

B. — Sect. POLYANTHEMA Engl. Pl. I. Calice entier ou peu lobé, sauf chez *M. polyanthemos* ; fruit généralement petit, globuleux ou largement ovoïde, brun verdâtre. Espèces de forêts sèches et humides ; s'étendent de la Guinée à l'Afrique du Sud et Madagascar. Leur définition est souvent imprécise.

4. *Memecylon polyanthemos* Hook. f. C'est la seule espèce dont le calice membraneux recouvre la corolle dans le bouton. Les lobes se déchirent irrégulièrement et se flétrissent, de sorte que la couronne calicinale du fruit est tronquée comme chez les autres *Memecylon* de la section. Cymes ombellulées bien développées. Espèce occidentale remplacée dans la région congolaise par la suivante.

5. *Memecylon myrianthum* Gilg. Répandu sur toute la zone équatoriale, atteint seulement la région d'Oban (Nigéria). Le spécimen *Talbot 696* doit s'y rapporter et non au *M. candidum* (F.W.T.A. ed. 2, 1 : 262, 1954). Cet échantillon, et celui de *Letouzey 7704*, du Cameroun occidental, sont à grandes feuilles elliptiques. La feuille figurée est plus typique de l'espèce et provient du Gabon.

6. *Memecylon dasyanthum* Gilg & Lederm. ex Engl. Espèce collinéenne à cymes et fleurs petites. Citée jusqu'alors de Bamenda (Cameroun occidental), il se pourrait qu'elle existe aussi au Mont Loma (Sierra Léone).

7. *Memecylon viride* Hutch. & Dalz. ; JACQUES-FÉLIX, *Adansonia*, sér. 2, 18 : 414, pl. 3 (1979). Cymes compactes, pluriflores, bractées caduques. Longtemps connu par le seul type de *Talbot 496*, du Nigéria, nous pensons l'avoir retrouvé tant au Libéria qu'au Gabon.

PLANCHE I

Memecylon : 1, *M. lateriflorum* (*Jaeger 7780*) ; 2, *M. ramosum* (*Voorhoeve 4967*) ; 3, *M. occultum* (*Bégué 3086*) ; 4, *M. polyanthemos* (*Jacques-Félix 1560*) ; 5, *M. myrianthum* (*Le Testu 5931*) ; 6, *M. dasyanthum* (*Jacques-Félix 3040*) ; 7, *M. viride* (*Letouzey 14720*) ; 8, *M. normandii* (*Pobéguin 2170*) ; 9, *M. memoratum* (*Chevalier 19607*).

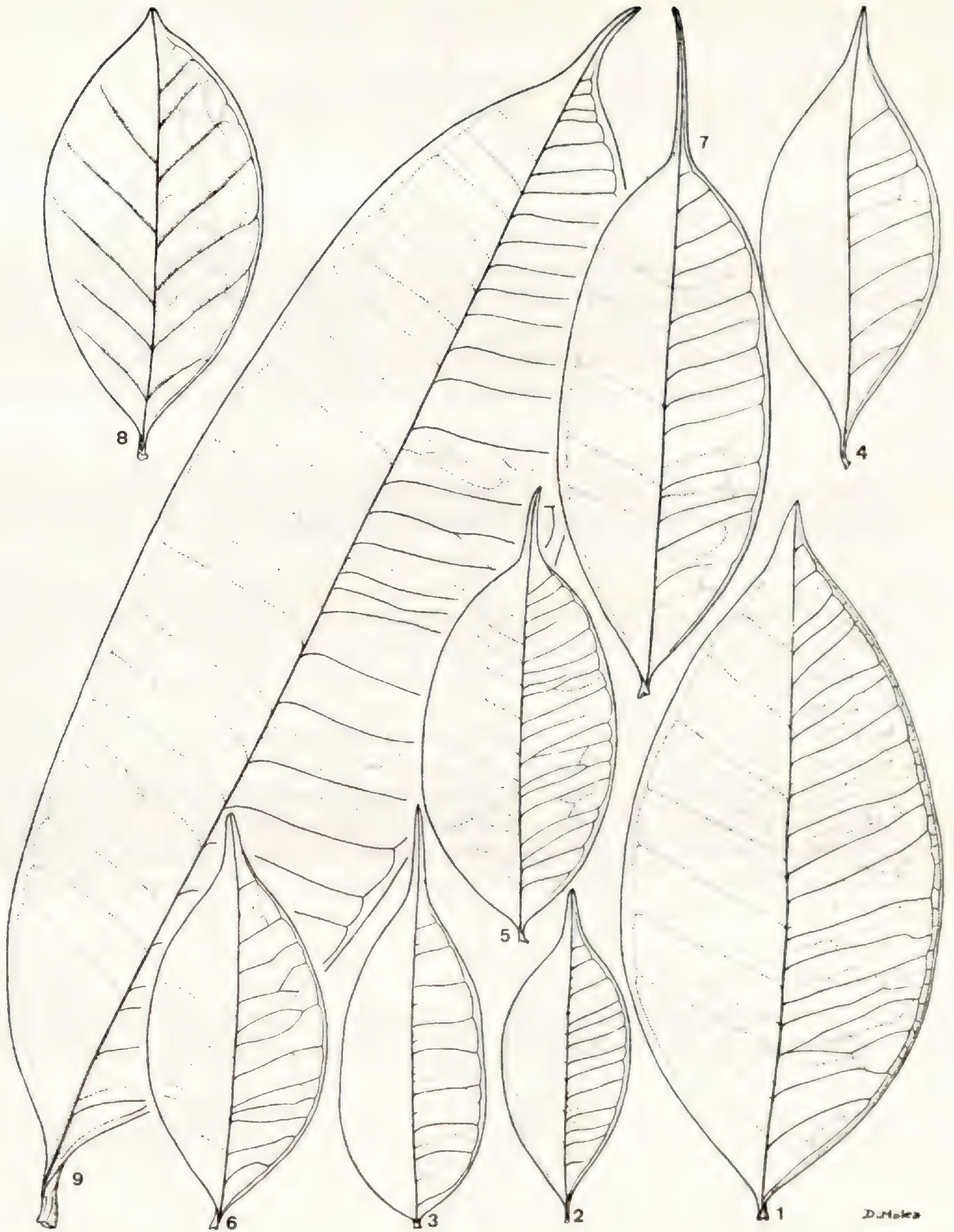


PLANCHE I

Les feuilles des spécimens du Libéria sont moins caudées que celles du Nigéria et du Cameroun. Il se pourrait que *M. viride* fasse confusion avec *M. aylmeri* ; voir à cette dernière espèce.

8. *Memecylon normandii* Jac.-Fél. Feuilles typiques ; cymes peu fournies ; calice très court, découvrant largement la corolle dans le bouton. Espèce occidentale.

9. *Memecylon memoratum* Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 416, pl. 4 (1979). Immédiatement identifiable par ses feuilles ; parfois confondu avec *M. lateriflorum*, dont les caractères sont très différents. Localisé au bassin du Cavally : Libéria et Côte d'Ivoire.

C. — Sect. Afzeliana Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 17 : 423 (1978). Pl. II. Calice entier ou peu lobé ; fruit ellipsoïde de teinte claire ou bleuâtre ; feuilles généralement vert jaunâtre, nervation plus apparente que chez les Polyanthema. Espèces davantage inféodées au milieu forestier humide. Leur distinction est souvent difficile.

10. *Memecylon afzelii* G. Don. Espèce définie par ses cymes lâches. S'étend de la Guinée au Gabon.

10*a*, *M. afzelii* var. *amoenum* Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 426, pl. 9, 3-6 (1979). Se rapporte à des spécimens du Libéria et de Côte d'Ivoire, dont les petites feuilles sont largement elliptiques et les rameaux 4-angulaires. Non figurée ici : voir *Adansonia*, *loc. cit.*

11. *Memecylon aylmeri* Hutch. & Dalz. Espèce établie sur le type *Aylmer 627*, de Sierra Léone, et le paratype en fruit *Chevalier 21002*, de Guinée. Il n'est pas certain que ces deux spécimens soient identiques. Ayant étudié des *Memecylon* du Libéria, que leurs fruits sphériques permettent de rattacher au *M. viride*, mais non au *M. aylmeri*, tel qu'il est décrit, nous pouvons supposer que *M. aylmeri*, selon le type de Aylmer, est synonyme de *M. viride*, alors qu'une espèce à fruits ellipsoïdes, selon le paratype de Chevalier, serait à décrire. Il serait désirable que des spécimens complets soient récoltés dans la région de Kenema, au Sierra Léone, d'où provient le type de Aylmer.

Dans l'immédiat, nous admettons *M. aylmeri* comme espèce à fruits ellipsoïdes, de la sect. *Afzeliana*, telle que nous l'avons redécrite en 1953 (*Bull. Inst. fr. Afr. noire*, **15** : 993, fig. 6). Ainsi comprise, elle est caractérisée par des rameaux 4-angulaires, des cymes contractées, peu fleuries et des bractées longtemps persistantes. Les nombreuses récoltes des régions du Nimba : Guinée, Libéria, Côte d'Ivoire, sont bien homogènes.

12. *Memecylon engleranum* Cogn. La variété du type est à grandes cymes lâches, atteignant 7 cm ; elle existe de la Guinée au Nigéria, en milieu forestier.

12*a*. *M. engleranum* var. *occidentale* Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 431 (1979). Nous avons de Côte d'Ivoire des spécimens dont les caractères foliaires conviennent comme

---

PLANCHE II

Memecylon : 10, *M. afzelii* (*Chevalier 17047*) ; 11, *M. aylmeri* : a (*Adames 809*), b (*Adam 28541*) ; 12, *M. engleranum* (*Adam 4089*) ; 13, *M. candidum* (*Letouzey 9360*) ; 14, *M. zenkeri* (*Letouzey 2031*) ; 15, *M. liberiae* (*Adam 30289*).

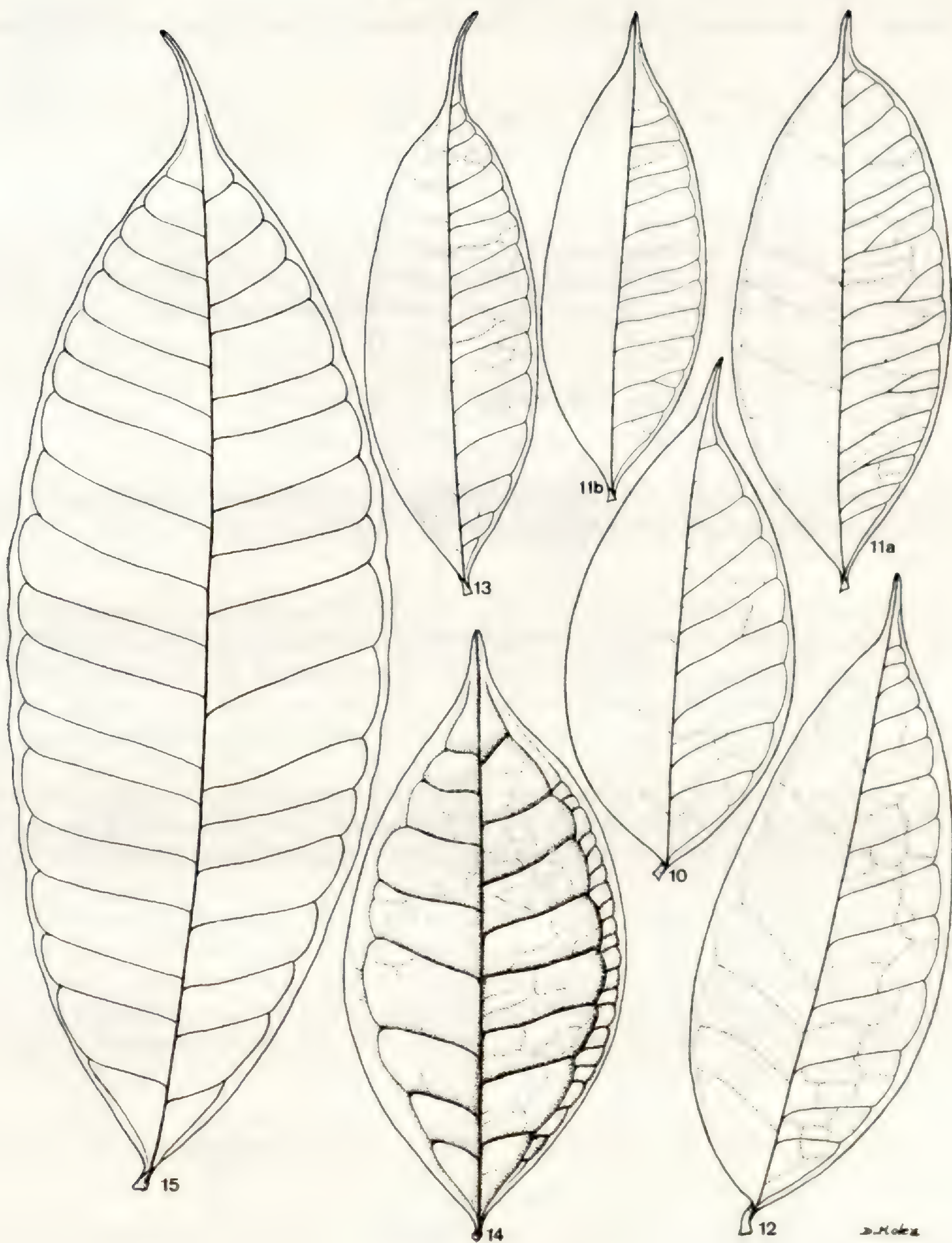


PLANCHE II

M. engleranum, mais dont les cymes sont beaucoup plus courtes. Ils se distinguent du *M. aylmeri* par les rameaux arrondis ; les cymes violacées, à bractées caduques. Non figurée ici.

13. *Memecylon candidum* Gilg. Espèce du Cameroun, atteint la région d'Oban, au Nigéria. Cymes contractées à fleurs blanchâtres.

14. *Memecylon zenkeri* Gilg. Même extension que la précédente. Elle s'en distingue surtout par ses feuilles à nervures imprimées. C'est un arbuste de petite taille.

15. *Memecylon liberiae* Gilg ex Engl. ; Jacques-Félix, *Adansonia*, sér. 2, 18 : 428, pl. 9, 1 & 2 (1979). Espèce considérée comme mal connue (F. W. T. A., éd. 2, 1 : 263, 1954). Ayant vu un spécimen en fruit, provenant des environs de Monrovia, il nous a été possible d'en améliorer la description. Cymes courtes ; fruits ellipsoïdes-urcéolés.

II. **Spathandra** Guill. & Perr.

Jacques-Félix, *Adansonia*, sér. 2, 18 : 225 (1978).

Embryon couché, hypocotyle court, cotylédons involutés. Germination épigée, cotylédons assimilateurs transversalement déployés (pl. III, B).

Deux sections :

A. — Sect. Spathandra (G. & P.) Cogn. Ovaire pluriovulé ; cotylédons repoussés à la périphérie de la graine par intrusion du tissu placentaire. Cymes pubescentes ; fruit sphérique.

16*a*. *Spathandra blakeoides* (G. Don) Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 225 (1978). Cymes généralement grandes, diversement caulinaires, axillaires ou terminales. Arbre, surtout des régions littorales, du Sénégal à l'Angola ; aussi en galeries forestières de moyenne altitude en Guinée.

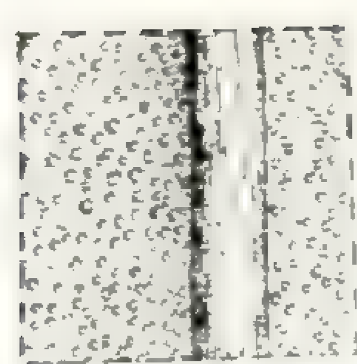
De nombreux noms ont été proposés du fait que les feuilles varient en forme, dimension et texture, au gré des conditions du milieu. La feuille figurée est de forme elliptique ; souvent elles sont plus ovales, à base tronquée ou subcordée. La graine, débarrassée de la pulpe, est bicolore.

16b. *S. blakeoides* var. *fleuryi* (Jac.-Fél.) Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 226 (1978). D'abord nommée comme espèce, cette variété de Côte d'Ivoire et du Ghana se reconnaît à ce que la pubescence des cymes s'étend aussi sur le pétiole et les nervures principales des feuilles. Compte tenu des caractères très spéciaux de cette espèce, et, inversement, de la variabilité des caractères secondaires, il nous a paru préférable de ne considérer ces plantes que comme une variété.

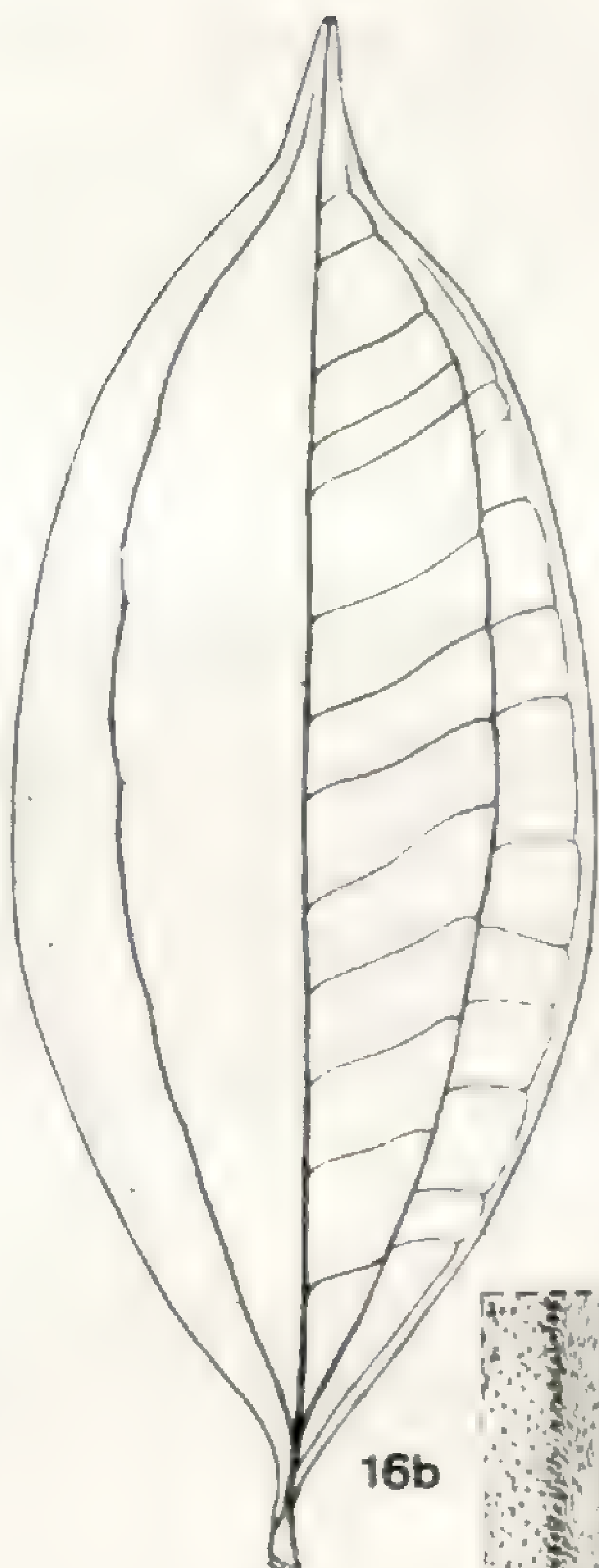
PLANCHE III

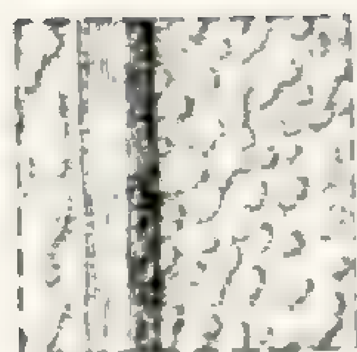
Spathandra : 16a, *S. blakeoides* (*Letouzey 15100*), 16b, *S. blakeoides* var. *fleuryi* (*Chevalier 33093*) ; 17, *S. barteri* (*Voorhoeve 444*). (Détails des épidermes × 6.)

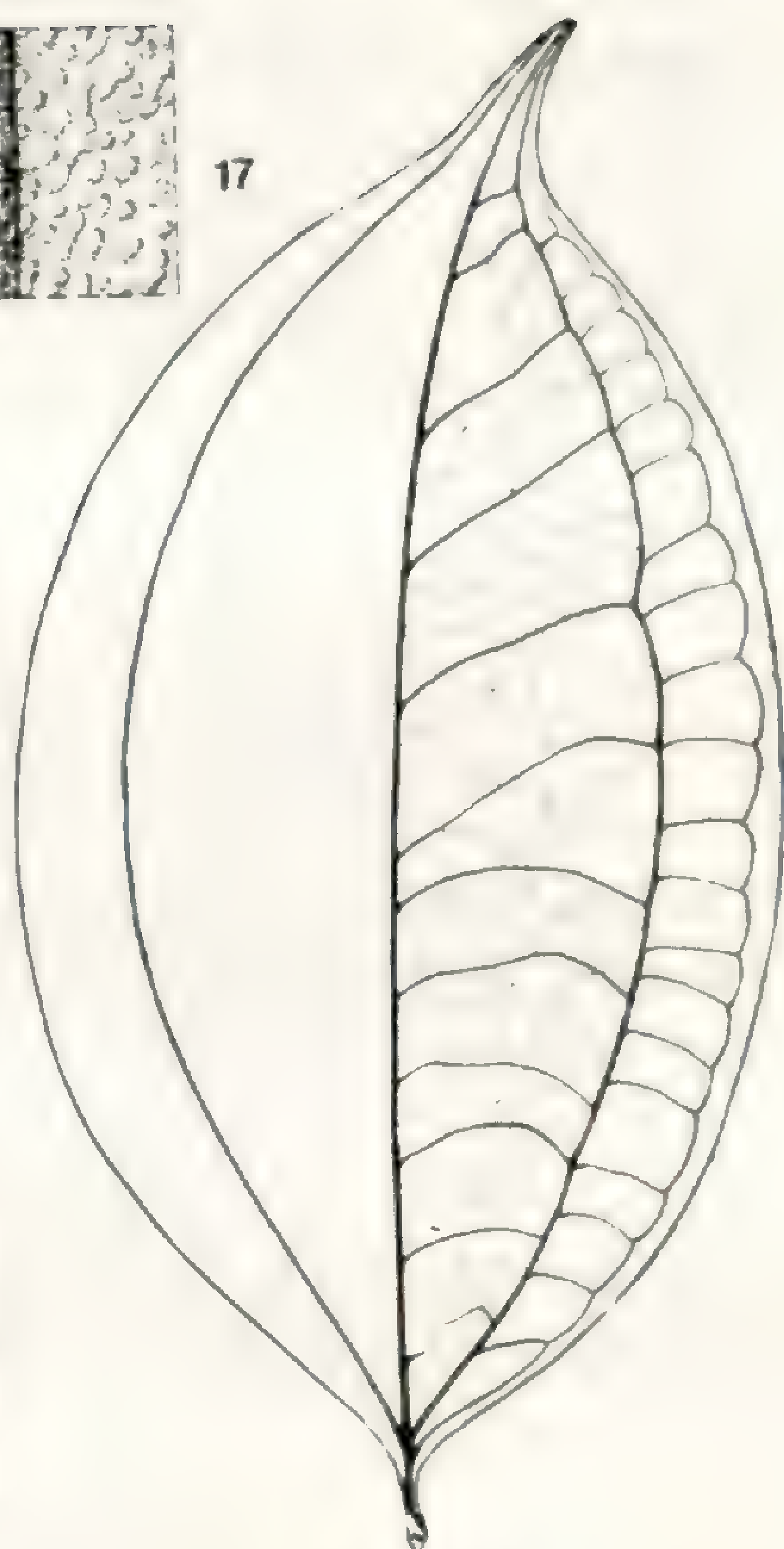
Plantules : A, *Memecylon lateriflorum* ; B, *Spathandra blakeoides* ; C, *Warneckea guineensis* (repris d'*Adansonia*, 18 (2) : 223, 1978). D, déchirure d'une feuille de *Memecylon*.

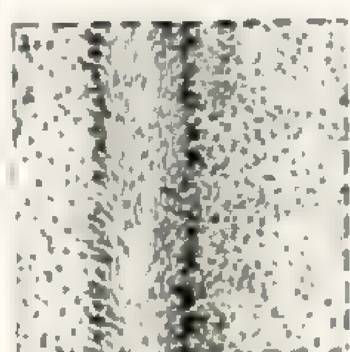


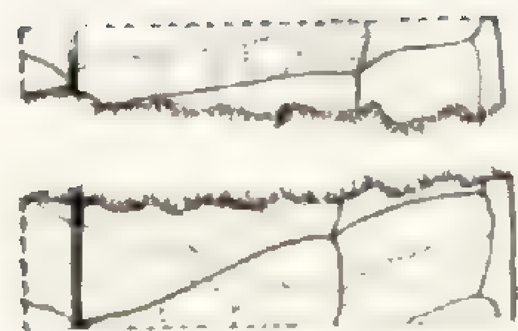


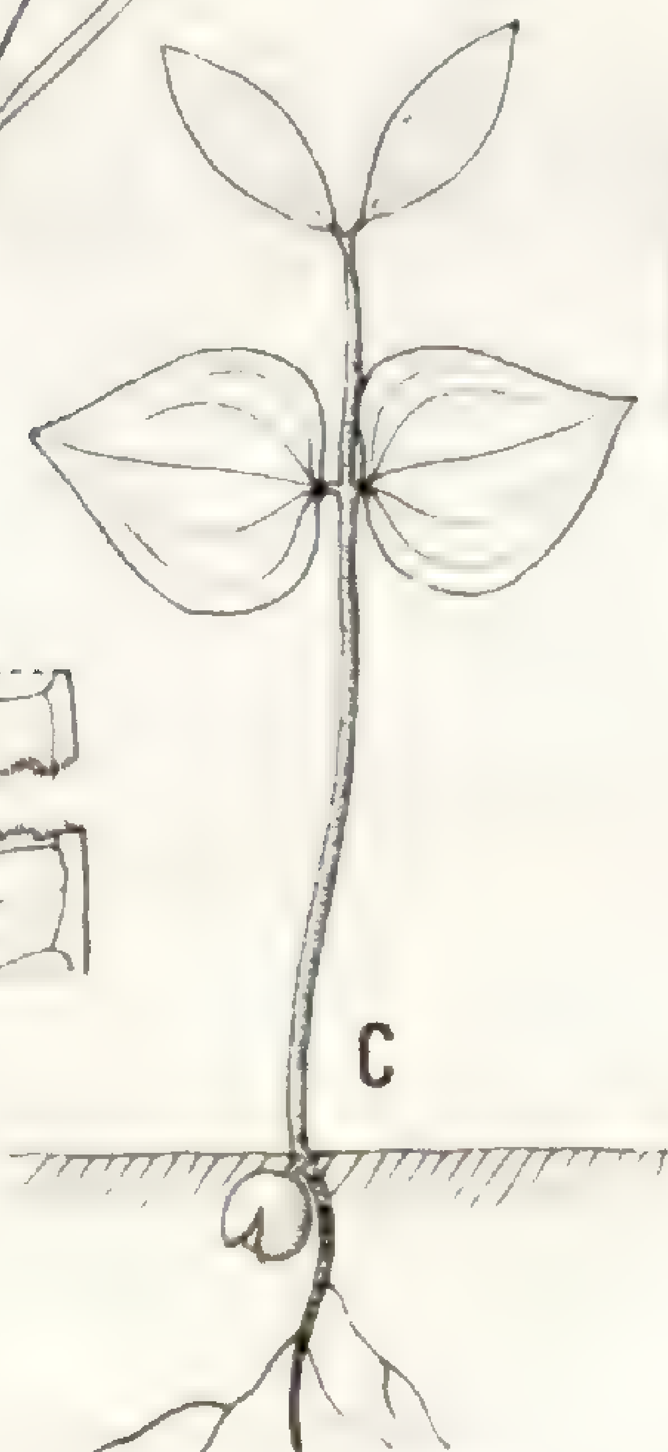
















D. Molex

PLANCHE III

B. — Sect. BIOVULATA Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 17 : 423 (1978). Ovaire biovulé ; cotylédons involutés. Cymes ramifiées, bractées persistantes, fleurs sessiles.

17. *Spathandra barteri* (Hook. f.) Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 226 (1978). La granulation des feuilles n'est pas toujours très évidente sur certains spécimens. Bractées scarieuses sur toutes les articulations des cymes et immédiatement sous la fleur. Sur le fruit sphérique, les lobes sont appliqués sur l'ovaire.

III. **Warneckea** Gilg

JACQUES-FÉLIX, *Adansonia*, sér. 2, 18 : 228 (1978).

Embryon sans hypocotyle, un cotylédon charnu, globuleux, l'autre rudimentaire. Germination hypogée (pl. III, C).

Les espèces sont souvent établies sur les dimensions et la forme des feuilles, et aussi sur le développement plus ou moins important des cymes, alors que ces caractères évoluent avec l'espacement géographique. Elles forment ainsi des séries, et sont souvent difficiles à distinguer. La forme du fruit, ellipsoïde ou sphérique, permet de confirmer les caractères de quelques espèces.

Deux sections :

A. — Sect. STRYCHNOIDEA Engl. Cymes ramifiées, ou réduites, bractées caduques ; calice développé, mais souvent les lobes peu individualisés et obscurément imbriqués.

18. *Warneckea cinnamomoides* (G. Don) Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 230 (1978). Espèce des forêts sèches et collinéennes. Cymes normalement lâches et fleurs pédicellées. Fréquemment récoltée en Côte d'Ivoire au rocher de Brafouédi, où elle acquiert un aspect xéromorphe (18b), avec cymes contractées. Fruits ellipsoïdes.

19. *Warneckea memecyloides* (Benth.) Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 232 (1978). Espèce plus développée que la précédente ; surtout récoltée dans les régions littorales, de la Côte d'Ivoire au Nigéria.

20. *Warneckea golaensis* (Bak. f.) Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 231 (1978). Petite espèce forestière de Sierra Léone, Libéria et Côte d'Ivoire, facile à identifier ; cymes lâches.

21. *Warneckea fosteri* (Hutch. & Dalz.) Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 231 (1978). Espèce collinéenne du Nigéria et du Cameroun, proche de *W. cinnamomoides*, toutefois les fruits seraient sphériques et non ellipsoïdes ; cymes peu fleuries.

PLANCHE IV

Warneckea : 18, *W. cinnamomoides* : a (*Jacques-Félix s.n.*, Guinée), b (*Anou Yapi s.n.*, rocher de Brafouédi, Côte d'Ivoire) ; 19, *W. memecyloides* (*de Wilde 3604*) ; 20, *W. golaensis* (*Jaeger 8750*) ; 21, *W. fosteri* (*Brenan 8666*) ; 22, *W. membranifolia* (*Bégué 643*) ; 23, *W. guineensis*, avec rameau grossi montrant le détail des ailes (*Aubréville 598*) ; 24, *W. fascicularis* (*Pobéguin 1561*).



PLANCHE IV

22. *Warneckea membranifolia* (Hook. f.) Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 232 (1978). Espèce forestière connue de la Côte d'Ivoire à la forêt équatoriale. Très variable par la taille des feuilles, ou bien il y a confusion de deux taxa. Par exemple, les spécimens de Côte d'Ivoire, nommés initialement *Memecylon nanum* A. Chev., et ceux du Cameroun nommés *M. longicauda* Gilg, ont des feuilles beaucoup plus petites que *W. membranifolia* typique. Se reconnaît aux cymes très réduites, souvent uniflores.

B. — Sect. Warneckea. Cymes glomérulées, bractées persistantes ; lobes du calice libres, nettement imbriqués.

23. *Warneckea guineensis* (Keay) Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 235 (1978). Espèce forestière occidentale.

24. *Warneckea fascicularis* (Planch. ex Benth.) Jac.-Fél. ; *Adansonia*, sér. 2, 18 : 230 (1978). Espèce héliophile surtout répandue en Guinée et au Sierra Léone. Signalée récemment sur les monts Vogel au Nigéria.

Memecylon polyneuron Gilg, 1898, est une espèce décrite sur un échantillon détruit d'*Afzelius*, récolté au Sierra Léone ; il n'est pas possible de l'identifier à l'une des espèces actuellement connues. D'après la description ce pourrait être *Spathandra blakeoides*.

Index

Espèces conservées : en romain. Synonymes nouveaux et basionymes : en italique, affectés du numéro d'ordre des espèces conservées. Synonymes déjà cités dans la F.W.T.A. non repris.

Memecylon adami Jac.-Fél. (12).
10. Memecylon afzelii G. Don.
10a. M. afzelii var. amoenum Jac.-Fél.
11. Memecylon aylmeri Hutch. & Dalz.
Memecylon barteri Hook.f. (17).
Memecylon blakeoides G. Don (16a).
13. Memecylon candidum Gilg.
Memecylon cinnamomoides G. Don (18).
6. Memecylon dasyanthum Gilg & Lederm. ex Engl.
Memecylon dinklagei Gilg ex Engl. (17).
12. Memecylon engleranum Cogn.
Memecylon fasciculare (Planch. ex Benth.) Naud. (24).
Memecylon fleuryi Jac.-Fél. (16b).
Memecylon fosteri Hutch. & Dalz. (21).
Memecylon golaense Bak.f. (20).
Memecylon guineense Keay (23).
1. Memecylon lateriflorum (G. Don) Bremek.
15. Memecylon liberiae Gilg ex Engl.
Memecylon meiklei Keay (23).
Memecylon membranifolium Hook.f. (22).
Memecylon memecyloides (Benth.) Exell (19).
9. Memecylon memoratum Jac.-Fél.
7. Memecylon myrianthum Gilg.

8. Memecylon normandii Jac.-Fél.
Memecylon obanense Bak.f. (12).
3. Memecylon occultum Jac.-Fél.
4. Memecylon polyanthemos Hook.f.
Memecylon polyneuron Gilg, p. 18.
2. Memecylon ramosum Jac.-Fél.
7. Memecylon viride Hutch. & Dalz.
14. Memecylon zenkeri Gilg.
17. Spathandra barteri (Hook.f.) Jac.-Fél.
16a. Spathandra blakeoides (G. Don)Jac.-Fél.
16b. S. blakeoides var. fleuryi (Jac.-Fél.) Jac.-Fél.
18. Warneckea cinnamomoides (G. Don) Jac.-Fél.
24. Warneckea fascicularis (Planch. ex Benth.) Jac.-Fél.
21. Warneckea fosteri (Hutch. & Dalz.) Jac.-Fél.
20. Warneckea golaensis (Bak.f.) Jac.-Fél.
23. Warneckea guineensis (Keay) Jac.-Fél.
22. Warneckea membranifolia (Hook.f.) Jac.-Fél.
19. Warneckea memecyloides (Benth.) Jac.-Fél.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Jacques-Félix, H., J. Mouton et M. Chalopin, 1978. — Nervation et types foliaires chez les *Memecylon* (Melast.) africains. *Adansonia*, 2e sér., **18** (1) : 67-81.

Hutchinson, J., et J. M. Dalziel, 1954. — Flora West Tropical, 2e édition révisée par R. W. J. Keay, 1 (1) : 295 p. (*Memecylon* : 260-263).

Rao, T. A. et H. Jacques-Félix, 1978. — Les types de sclérites foliaires et la classification des *Memecylon* africains. *Adansonia*, 2e sér., **18** (1) : 59-66.

Manuscrit déposé le 19 décembre 1979.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **2**, 1980, section B, n° 1 : 21-47.

Les Euglénophytes chlorophylliens du nord-est de l'Argentine

par Guillermo Tell *

Résumé. — Ce travail est consacré aux Euglenophyta pigmentés du nord-est de l'Argentine. 90 taxa, espèces et variétés, sont présentés. Deux nouvelles espèces, *Strombomonas diptera* et *Trachelomonas balechii*, sont décrites, ainsi que cinq variétés nouvelles, *Tr. dastuguei* var. *depauperata*, *Tr. intermedia* var. *minor*, *Tr. megalacantha* var. *longispina*, *Tr. spectabilis* var. *hemicalvata* et *Tr. volzii* var. *ovum*, et deux formes nouvelles, *Tr. acanthostoma* fa. *tridentata* et *Tr. hispida* fa. *sudamericana*.

Abstract. — This paper deals with coloured Euglenophyta from the N.E. of Argentina. Ninety taxa among species and varieties are presented. Two new species, *Strombomonas diptera* and *Trachelomonas balechii*, five new varieties, *Tr. dastuguei* var. *depauperata*, *Tr. intermedia* var. *minor*, *Tr. megalacantha* var. *longispina*, *Tr. spectabilis* var. *hemicalvata* and *Tr. volzii* var. *ovum*, and two new forms, *Tr. acanthostoma* fa. *tridentata* and *Tr. hispida* fa. *sudamericana* are described.

Ce travail est une partie des résultats d'une série d'études floristiques, morphologiques et écologiques réalisées sur les algues d'eau douce de la province de Corrientes, située dans la région tropicale de la République Argentine. Dans des publications précédentes (Tell et Bonetto, 1978 ; Varela *et al.*, 1978 ; Bonetto *et al.*, 1978*a* et 1978*b* ; Tell et Zalakar, 1979 ; Tell, 1979*a* et 1979*b* ; Couté et Tell, 1979 ; Tell et Couté 1979*a* et 1979*b*) la position géographique de la région étudiée a été indiquée, ainsi que quelques caractères de l'habitat. La taxonomie de différents groupes d'algues fut également abordée. Quelques espèces et variétés nouvelles ont été citées parmi celles-ci et la distribution d'autres déjà connues fut élargie.

Les Euglenophyta pigmentées que nous présentons dans ce travail comprennent 90 entités, espèces et taxa infraspécifiques, distribués en 6 genres : *Euglena*, 7 espèces ; *Colacium*, 1 espèce ; *Lepocinclis*, 3 espèces et 2 variétés ; *Phacus*, 22 espèces, 1 variété et 1 forme ; *Trachelomonas*, 22 espèces, 12 variétés et 2 formes ; *Strombomonas*, 13 espèces et 4 variétés.

Les taxa suivants sont nouveaux pour la Science : *Strombomonas diptera*, *Trachelomonas balechii*, *Tr. acanthostoma* fa. *tridentata*, *Tr. dastuguei* var. *depauperata*, *Tr. hispida* fa. *sudamericana*, *Tr. intermedia* var. *minor*, *Tr. megalacantha* var. *longispina*, *Tr. spectabilis* var. *hemicalvata*, *Tr. volzii* var. *ovum*.

* *Département des Sciences Biologiques, Faculté des Sciences Exactes et Naturelles, Université de Buenos Aires.*

Ce travail a été réalisé, grâce à une bourse accordée par le Conseil National de la Recherche Scientifique et Technique (CONICET) de la République Argentine, au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).

La plupart des espèces et variétés étudiées sont signalées pour la première fois pour l'Argentine. Un grand nombre d'entre elles sont également nouvelles pour l'Amérique du Sud.

Toutes les espèces et variétés nouvelles de *Trachelomonas* signalées par Frenguelli (1929) pour la région de l'Ibera (prov. Corrientes, Argentine) correspondent, ainsi que l'avait indiqué Deflandre (1935), à des kystes de Chrysophyceae.

Frenguelli (*loc. cit.*) travailla pour son étude des Diatomées sur du matériel traité aux acides et il ne restait donc, dans ses préparations, que des logettes siliceuses. A l'exception de ce travail, aucun relevé floristique des Euglenophyta de Corrientes n'a été réalisé jusqu'à ce moment.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance au Centre d'Écologie Appliquée du Littoral de la République Argentine (CECOAL) pour la récolte de la plupart des échantillons, au Pr. Pierre Bourrelly pour sa collaboration et ses critiques du texte et à M. Alain Couté pour la rédaction des diagnoses latines.

Euglena acus Ehrenbg. (pl. I, 1). — Dimensions cellulaires : 60-130 µm long. ; 7-9 µm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 21.VI.1977 ; 2.VII.1977.

Distribution : cosmopolite.

E. agilis Carter [= *E. pisciformis* Klebs] (pl. I, 6). — Les cellules présentent 2 chromatophores pourvus de pyrénoïde. Dimensions cellulaires : 18 µm long. ; 15 µm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Tell, 30.VII.1977.

Distribution : USA, Europe, Australie, Chine, Argentine. Probablement cosmopolite.

E. ehrenbergii Klebs (pl. I, 7). — Dimensions cellulaires : 210 µm long. ; 25 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 22.II.1977.

Distribution : USA, Europe, URSS, Chine, Argentine.

E. incurva Matvienko (pl. I, 3). — Cette espèce se caractérise par sa queue courbée à angle droit. Dimensions cellulaires : 160-180 µm long. ; 15-20 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 22.II.1977.

Distribution : URSS, Argentine.

PLANCHE I

1, *Euglena acus* Ehrenbg. ; 2, *E. spirogyra* Ehrenbg. ; 3, *E. incurva* Matvienko ; 4 et 5, *E. oxyuris* Schmarda ; 6, *E. agilis* Carter ; 7, *E. ehrenbergii* Klebs ; 8, *Lepocinclis ovum* var. *major* (Hub.-Pest.) Conr. ; 9, *Euglena polymorpha* Dang. ; 10, *Lepocinclis ovum* var. *globula* (Perty) Lemm. ; 11, *L. ovum* (Ehrenbg.) Lemm. var. *ovum* ; 12, *Colacium sideropus* Skuja.

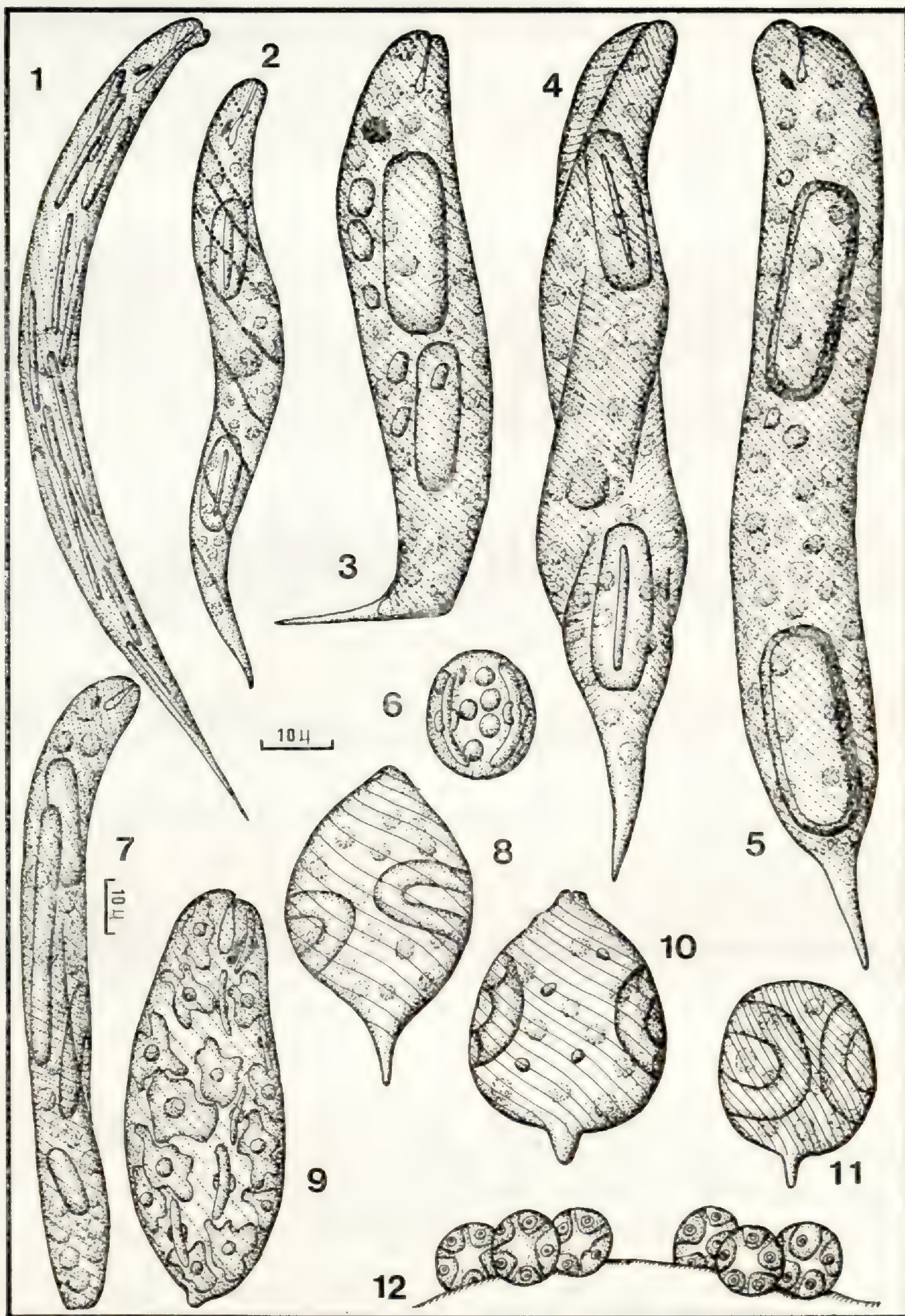


PLANCHE I

E. oxyuris schmarda (pl. I, 4 et 5). — Cette forme, relativement de petite taille, peut être nommée *E. oxyuris* fa. *charkoviensis* (Swir.) Bourr. Dimensions cellulaires : 135-186 µm long. ; 16-26 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava et mares proches, 19.III.1977 ; 28.VII.1978.

Distribution : cosmopolite.

E. spirogyra Ehrenbg. (pl. I, 2). — Dimensions cellulaires : 75-80 µm long. ; 11-12 µm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 22.II.1977.

Distribution : cosmopolite.

E. polymorpha Dang. (Pl. I, 9). — Dimensions cellulaires : 62 µm long. ; 22 µm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 22.II.1977.

Distribution : cosmopolite.

Colacium sideropus Skuja (pl. I, 12). — Les cellules sphériques, sans pied différencié les unissant au substrat, possèdent 6 à 10 chromatophores discoïdes, pariétaux, chacun avec un pyrénoïde central. Dimensions cellulaires : 10 µm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 2.VII.1977.

Distribution : nord de l'Europe, Argentine.

Lepocinclis fusiformis (Carter) Lemm. (pl. II, 2). — Les cellules présentent différentes formes, allant de citriforme jusqu'à presque rhomboïdale. Dimensions cellulaires : 35-40 µm long. ; 24-26 µm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 21.VI.1977 ; étang Ibera Sud, 12.II.1978.

Distribution : cosmopolite.

L. ovum (Ehrenbg.) Lemm. var. **ovum** (pl. I, fig. 11). – Dimensions cellulaires : 22 µm long. ; 19 µm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá Sud, 12.II.1978 ; 6.X.1978.

Distribution : cosmopolite.

L. ovum var. **globula** (Perty) Lemm. (pl. I, 10). — Dimensions cellulaires : 37 µm long. ; 26 µm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977.

Distribution : Europe, Égypte, Afrique du Sud, Indonésie, Argentine.

L. ovum var. **major** (Hub.-Pest.) Corr. (pl. I, 8). — Dimensions cellulaires : 44 µm long. ; 25 µm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, fleuve Negro, 26.I.1978.

Distribution : Allemagne, Afrique du Sud, Argentine.

L. salina Fritsch (pl. II, 1). — Dimensions cellulaires : 48 μm long. ; 35 μm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 21.VI.1977.

Distribution : cosmopolite.

Phacus acuminatus Stokes var. **acuminatus** (pl. II, 3). — Dimensions cellulaires : 38 μm long. ; 27 μm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 2.VII.1977.

Distribution : USA, URSS, Afrique du Sud, Argentine.

Ph. acutus Pochmann (pl. IV, 2). — Dans nos matériels nous avons rencontré plusieurs exemplaires. Paramylon en bobine. Dimensions cellulaires : 100-110 μm long. ; 38 μm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, fleuve Negro, 26.I.1978.

Distribution : Manchurie du Nord, Argentine.

Ph. anomalus Fritsch et Rich (pl. II, 11). — Les cellules sont grosses, tordues sur elles-mêmes. Dimensions cellulaires : 38 μm long. ; 26 μm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977.

Distribution : Europe, Afrique du Sud, Indonésie, Argentine.

Ph. asymetricus Sokoloff (pl. III, 2). — Les cellules, aplaties et tordues sur elles-mêmes, se terminent par une queue courbe. Deux paramylons globuleux. Dimensions cellulaires : 53 μm long. ; 38 μm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, Iberá Sud, 12.II.1978 ; 6.X.1977.

Distribution : Amérique du Nord, Argentine.

Ph. brackykenton Pochmann (pl. II, 4 et 13). — Nos exemplaires présentent deux corps de paramylon excentriques, tous les deux en forme de bobine, ou bien l'un en forme de bobine et l'autre en disque. Dimensions cellulaires : 25-36 μm long. ; 20-28 μm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 22.II.1977.

Distribution : Europe, Argentine.

Ph. caudatus Hübner var. **caudatus** (pl. II, 12). — Dimensions cellulaires : 53 μm long. avec la queue ; long. de la queue 13 μm ; 32 μm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá Sud, 12.II.1978 ; 6.X.1977.

Distribution : cosmopolite.

Ph. cochleatus Pochmann (pl. III, 8). — Les cellules sont légèrement asymétriques, en forme de toupie, avec 6-7 stries en spirale. Dimensions cellulaires : 37 μm long. avec queue ; long. de la queue 15 μm ; 20 μm largeur.

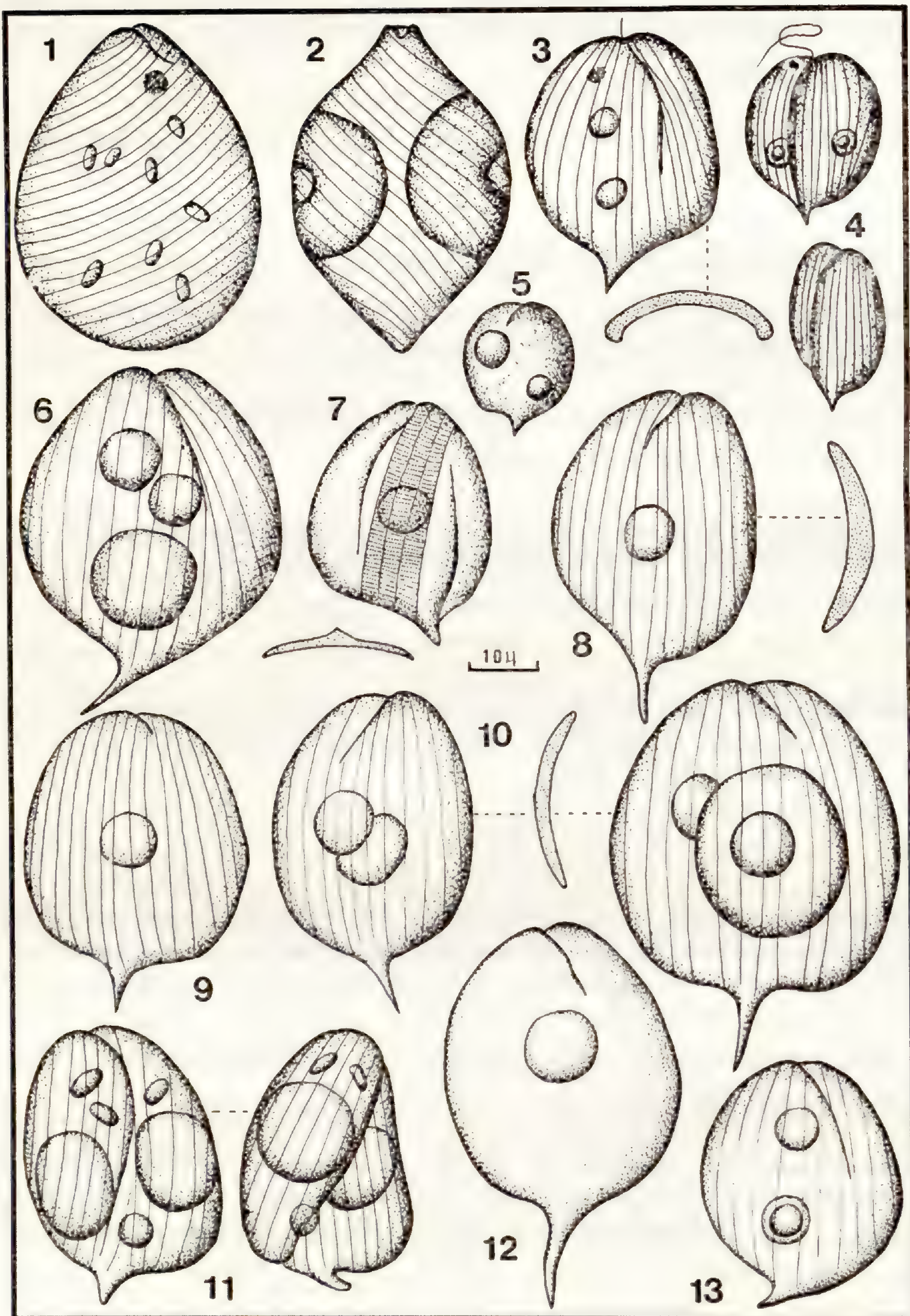


PLANCHE II

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977.

Distribution : Danemark, Argentine.

Ph. contortus Bourr. (pl. IV, 1). — Dimensions cellulaires : 47 µm long. ; 30 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 22.II.1977.

Distribution : Guadeloupe, Argentine.

Ph. denisii Allorge et Lefèvre (pl. II, 7 ; pl. III, 3). — Les cellules sont ovoïdes, un peu anguleuses en vue frontale et présentent une carène bien marquée. L'extrémité distale finit par une courte queue. Dimensions cellulaires : 33-35 µm long. ; 28-29 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 22.II.1977 ; fleuve Negro, 26.I.1978.

Distribution : France, Argentine.

Ph. gigas Da Cunha (pl. IV, 3). — Les cellules largement ovoïdes finissent par une queue droite. Dimensions cellulaires : 115 µm long. avec queue ; long. queue 23 µm ; 80 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá Sud, 12.II.1978 ; 6.X.1977.

Distribution : Brésil, Argentine.

Ph. hameli Allorge et Lefèvre (pl. II, 8). — Les cellules ovoïdes sont aplaties et leur dos est convexe. Elles finissent par une queue étroite presque droite. Paramylon unique en forme de disque, de position centrale. Popova et Safonova (1976) considèrent cette espèce comme une variété de *Ph. pleuronectes* (O.F.M.) Duj. Dimensions cellulaires : 52 µm long. avec la queue ; long. queue 7 µm. ; 22 µm. largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá Sud, 12.II.1978 ; 6.X.1977.

Distribution : Europe, Indochine, Argentine.

Ph. hamatus Pochmann (pl. II, 6). — Dimensions cellulaires : 52 µm long. ; 37 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 21.VI.1977 ; 2.VII.1977.

Distribution : Europe, URSS, Argentine.

PLANCHE II

1, *Lepocinclis salina* Fritsch ; 2, *L. fusiformis* (Carter) Lemm. ; 3, *Phacus acuminatus* Stokes var. *acuminatus* ; 4 et 13, *Ph. brachykentron* Pochmann ; 5, *Ph. minutus* (Playf.) Pochmann ; 6, *Ph. hamatus* Pochmann ; 7, *Ph. denisii* All. et Lefèvre ; 8, *Ph. hameli* All. et Lefèvre ; 9, *Ph. platalea* Drez. var. *platalea* ; 10, *Ph. pleuronectes* Duj. var. *pleuronectes* ; 11, *Ph. anomalus* Fritsch et Rich ; 12, *Ph. caudatus* Hübner var. *caudatus*.

Ph. indicus Skvort. (pl. IV, 5). — Nos exemplaires, aux contours largement ovoïdes, présentent 1-2 échancrures de chaque côté. L'extrémité distale se termine par une queue légèrement courbe. Paramylon unique, légèrement excentrique. Dimensions cellulaires : 38 µm long. avec la queue ; 27 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977.

Distribution : probablement cosmopolite.

Ph. longicauda (Ehr.) Duj. var. **insecta** (Kocz.) Pochmann (pl. IV, 7). — Nos exemplaires coïncident, par leur morphologie et leur contenu cellulaire, avec cette variété, rarement signalée. Dimensions cellulaires : 110-145 µm long. avec la queue ; long. queue 57 µm ; 38-40 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, fleuve Negro, 26.I.1978.

Distribution : Pologne, France, Afrique du Sud, Java, Argentine.

Ph. longicauda (Ehr.) Duj. var. **major** Swirenko (pl. IV, 4). — Le contour cellulaire de nos exemplaires présente une série de formes allant de l'ovoïde à l'elliptique. Dimensions cellulaires : 160-170 µm long. avec la queue ; long. queue 80 µm ; 58 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Medina, 15.II.1978 ; fleuve Negro, 26.I.1978.

Distribution : Europe, URSS, Australie, Venezuela, Argentine.

Ph. minutus (Playf.) Pochmann (pl. II, 5). — Les cellules, largement ovoïdes, finissent en une courte queue, légèrement tordue. Dimensions cellulaires : 19 µm long. ; 15 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 22.II.1977.

Distribution : Australie, Argentine.

Ph. onyx Pochmann (pl. III, 5). — Les cellules, ovoïdes, présentent des marges nettement échancrées. Elles finissent par une queue inclinée. On observe un globule de paramylon central, grand, discoïde, et un second, plus petit, excentrique. Dimensions cellulaires : 40 µm long. ; 32 µm largeur ; 18 µm épaisseur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá Sud, 12.II.1978 ; 6.X.1977.

Distribution : Tchécoslovaquie, France, Indochine, USA, Argentine.

Ph. orbicularis Hübner fa. **orbicularis** (pl. III, 1 et 4). — Dans notre matériel nous observons un polymorphisme marqué dans cette espèce. Bien que le contour cellulaire soit assez

---

PLANCHE III

1 et 4, *Phacus orbicularis* Hübner fa. *orbicularis* ; 2, *Ph. asymetricus* Sokoloff,; 3, *Ph. denisii* All. et Lefèvre ; 5, *Ph. onyx* Pochmann ; 6, *Ph. pseudonordstedtii* Pochmann var. *pseudonordstedtii* ; 7, *Ph. undulatus* (Skv.) Pochmann fa. *undulatus* ; 8, *Ph. cochleatus* Pochmann ; 9, *Ph. orbicularis* fa. *communis* Popova.

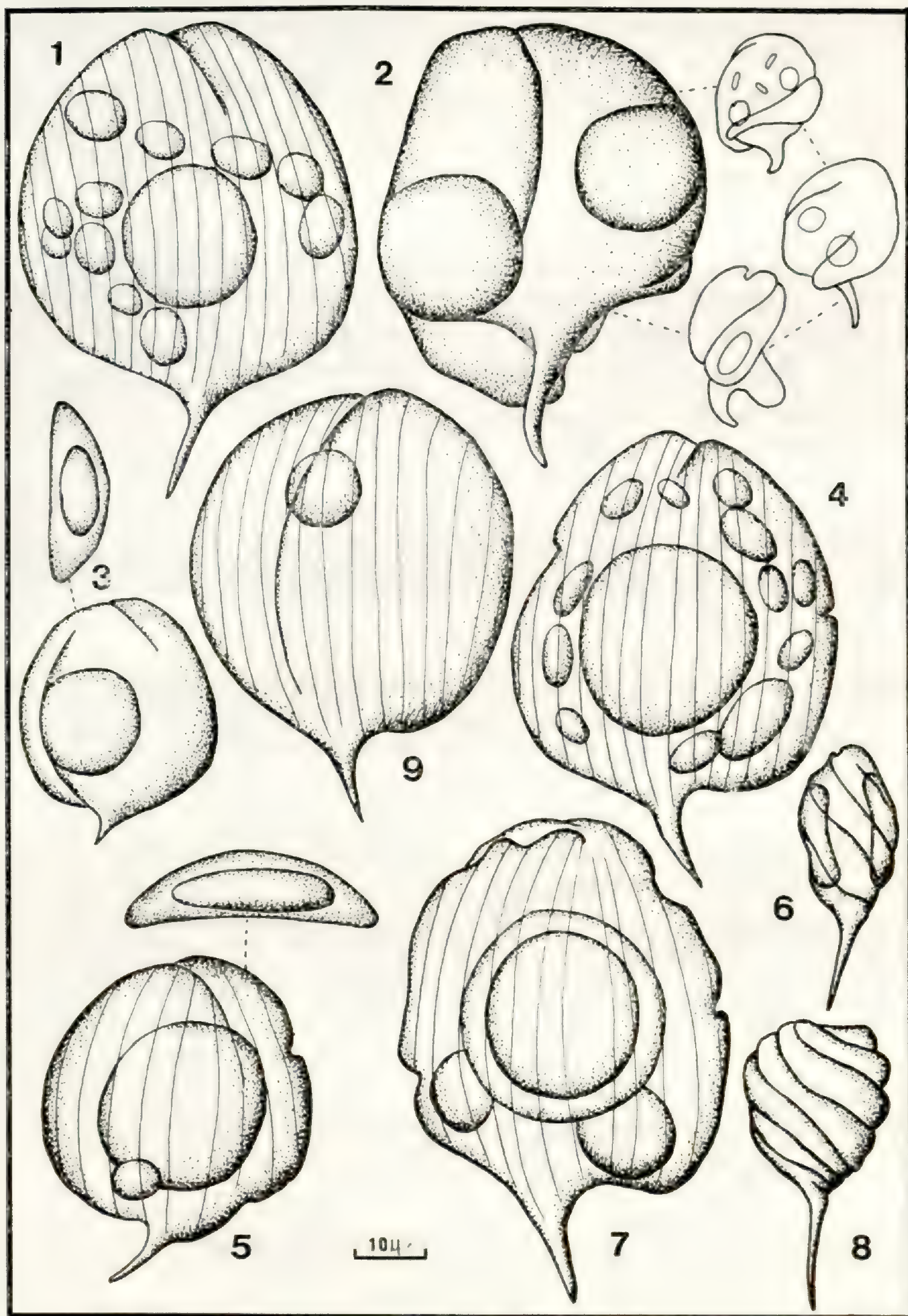


PLANCHE III

constant, les bords peuvent être entiers ou nettement échancrés. On constate également des différences dans le nombre et la forme des grains de paramylon. Dimensions cellulaires : 50-64 µm long. ; 40-44 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá Sud, 12.II.1978 ; 6.X.1977 ; étang Fernández, 14.II.1977.

Distribution : cosmopolite.

Ph. orbicularis Hübner fa. **communis** Popova (pl. III, 9). — Nos exemplaires, ovoïdes et à bords entiers, finissent par une queue aiguë, légèrement inclinée. Paramylon unique, discoïde, placé dans la partie supérieure de la cellule. Dimensions cellulaires : 58 µm long. avec la queue ; long. queue 10 µm ; 44 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, fleuve Negro, 26.I.1978.

Distribution : cosmopolite.

Ph. platalea Drez. var. **platalea** (pl. II, 9). — Cette espèce est considérée par Popova et Safonova (1976) synonyme de *Ph. orbicularis* Hübner fa. *cingeri* (Roll) Safon. Dimensions cellulaires : 44 µm long. ; 32 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 28.VII.1977.

Distribution : Europe, Argentine.

Ph. pleuronectes (O.F.M.) Dujardin var. **pleuronectes** (pl. II, 10). — Bien que les exemplaires présentés dans nos 2 illustrations varient dans leur morphologie, nous pensons qu'il s'agit d'une même espèce, en raison de leur silhouette et de leur contenu en paramylon. Dimensions cellulaires : 44-47 µm long. avec la queue ; long. queue 6-10 µm ; 21-25 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá Sud, 12.II.1978 ; 6.X.1977 ; étang La Brava, 28.VI.1977 ; 2.VII.1977.

Distribution : cosmopolite.

Ph. pseudonordstedtii Pochmann var. **pseudonordstedtii** (pl. III, 6). — Les cellules, typiquement en spirale, présentent 6-7 stries et finissent en une queue d'environ 1/3 plus courte que le corps cellulaire. Deux paramylons latéraux en forme de calotte. Dimensions cellulaires : 36 µm long. avec la queue ; long. queue 10 µm ; 13 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá Sud, 6.X.1977.

Distribution : Europe, Argentine.

PLANCHE IV

1, *Phacus contortus* Bourrelly ; 2, *Ph. acutus* Pochmann ; 3, *Ph. gigas* Da Cunha ; 4, *Ph. longicauda* var. *major* Swir. ; 5, *Ph. indicus* Skvort. ; 6, *Ph. tortus* (Lemm.) Skv. var. *tortus* ; 7, *Ph. longicauda* var. *insecta* (Kocz.) Pochmann ; 8, *Trachelomonas planctonica* Swir. var. *planctonica* ; 9, *Tr. spinosa* Stokes.

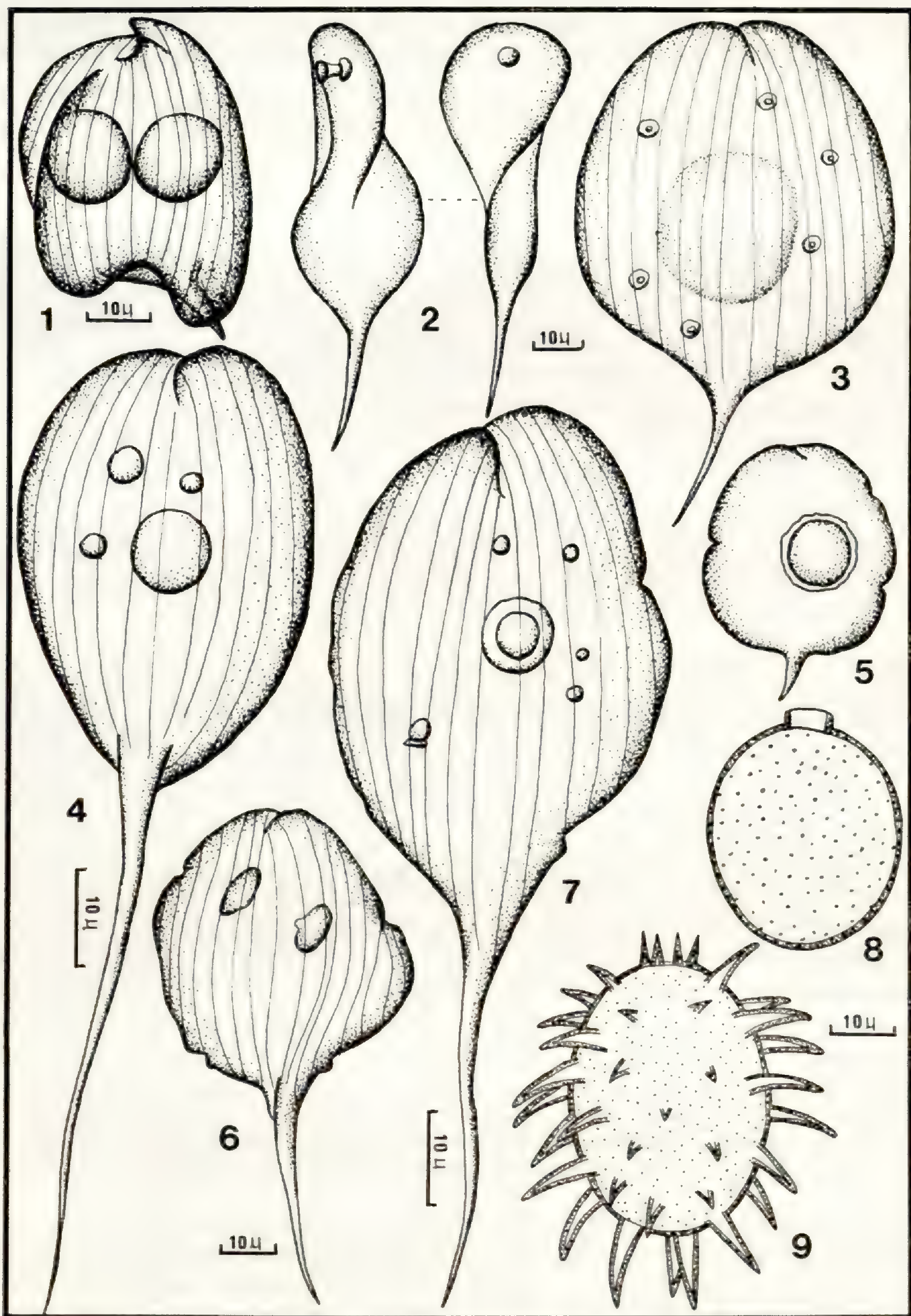


PLANCHE IV

Ph. tortus (Lemm.) Skvortz. var. **tortus** (pl. IV, 6). — Dans nos matériels nous avons trouvé certains exemplaires à bords entiers et d'autres à bords échancrés. Dimensions cellulaires : 90-100 µm long. avec la queue ; long. queue 40-45 µm ; 42-45 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 22.II.1977 ; fleuve Negro, 26.I.1978.

Distribution : cosmopolite.

Ph. undulatus (Skv.) Pochmann fa. **undulatus** (pl. III, 7). — Cette espèce se caractérise par ses marges cellulaires irrégulièrement ondulées. Nos exemplaires présentent un grand corps de paramylon central annulaire, et deux plus petits discoïdes, excentriques. Dimensions cellulaires : 53 µm avec la queue ; long. queue : 10 µm ; 40 µm largeur.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá Sud, 12.II.1978.

Distribution : Chine, Argentine.

Trachelomonas abrupta Swir. var. **abrupta** (pl. V, 4 et 7). — Dans notre matériel nous avons trouvé divers exemplaires de cette espèce dont certains présentaient une base plus large que l'apex. Paroi cellulaire mince, finement ponctuée. Dimensions cellulaires : 18-25 µm diam. ; 24-32 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977.

Distribution : cosmopolite.

Tr. acanthostoma Stokes emend. Defl. var. **acanthostoma** (pl. VII, 4). — Dans cette espèce le pore apical est entouré par une ou deux couronnes d'épines. Nos exemplaires présentent seulement une couronne d'épines peu développées. Paroi cellulaire couverte de scrobiculations peu serrées. Dimensions cellulaires : 22 µm diam. ; 27 µm long. : diam. de la bouche : 2,5 µm.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Salada, 15.VII.1978.

Distribution : USA, France, Argentine.

Tr. acanthostoma Stokes emend. Defl. fa. **tridentata** nov. fa. (pl. VII, 6). — Cette nouvelle forme se caractérise par la présence de trois épines entourant le pore flagellaire. Dimensions cellulaires : 35 µm diam. ; 38,5 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, flaques d'eau proches de l'étang La Brava, 19.III.1977.

A typo tribus spinis circum oram differt. Cellulae diam. 35 µm ; *long.* 38,5 µm. *Iconotypus fig. nost.* : T. VII, fig. 6. *In* La Brava *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 19.III.1977.

Tr. armata (Elw.) Stein var. **armata** (pl. VI, 1). — La comparaison des différents exemplaires étudiés permet de constater une légère variation dans la distribution et la dimension des épines. Dimensions cellulaires : 32-34 µm diam. ; 44-45 µm long. ; col. 2,5 µm diam. ; bouche 7,5 µm diam. ; long. épines jusqu'à 20 µm.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang El Chiflón, 30.IV.1978.

Distribution : cosmopolite.

Tr. armata var. **longa** Defl. (pl. VI, 3). — Cette variété, proche de *Tr. armata* var. *steinii*, est un peu plus étroite que le type. Nos exemplaires présentent leur paroi cellulaire densément ponctuée, des petits pores alternant avec d'autres de plus grandes dimensions. Dimensions cellulaires : 32 µm diam. ; 44 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 21.VI.1977.

Distribution : France, Argentine.

Tr. armata var. **steinii** Lemm. emend. Defl. (pl. VI, 7-8). — Dans notre matériel nous avons trouvé des exemplaires avec des épines ayant des dimensions et une densité de distribution différentes. Dans la figure 7 nous présentons un exemplaire avec des épines apicales peu nombreuses et de petites dimensions, tandis que la figure 8 nous montre un individu avec un nombre supérieur d'épines de plus grandes dimensions. Il en est de même pour les épines basales, plus développées dans l'exemplaire de la figure 8 que dans celui de la figure 7. Dimensions cellulaires : 33-35 µm diam. ; 40-46 µm long. ; long. épines jusqu'à 15 µm.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, mare proche de l'étang La Brava, 21.VI.1977.

Distribution : cosmopolite.

Tr. balechii nov. sp. (pl. V, 19 et 20). — Les cellules sont ellipsoïdales, avec des côtés presque parallèles et des extrémités arrondies. Toute la surface cellulaire est pourvue d'épines courtes et fortes, éloignées les unes des autres. Les épines de la moitié antérieure de la cellule sont légèrement courbées vers l'apex, tandis que celles de la moitié postérieure le sont vers la base. Les épines de l'équateur cellulaire sont droites et presque perpendiculaires à la paroi. Le pore flagellaire, petit et sans col, est entouré par une couronne d'épines droites. Paroi cellulaire ponctuée. 4-6 chromatophores diplopyrénoïdes. Dimensions cellulaires : cellules 17 µm diam. ; 30 µm long. (sans épines) ; diamètre de la bouche 3 µm ; long. des épines 3,5-4 µm.

Malgré ses dimensions moindres, notre nouvelle espèce est, par sa morphologie, proche de *Tr. spectabilii* Defl.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977.

Lorica ovata cum robustis brevibusque spinis in anteriore parte ad apicem curvatis et in posteriore ad basem. Ora sine collo cum parvis rectisque spinis circumdata. 4-6 chromatophori cum uno pyrenoido in quoque. Cellulae diam. 17 µm ; *long.* 30 µm ; *long. setis* 3,5-4 µm. *Iconotypus fig. nost.* : *T.* V, *fig.* 19 *et* 20. *In* Fernández *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 14.II.1977.

Tr. bacillifera var. **minima** Playf. (pl. V, 15). — La paroi cellulaire est ornée de courtes épines bacillaires, obtuses, distribuées régulièrement sur toute la surface. Dimensions cellulaires : 18-22 µm diam. ; 23-27 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, mare proche de l'étang La Brava, 19.III.1977 ; étang Galarza, 10.II.1977.

Distribution : Europe, Australie, Insulinde, Argentine.

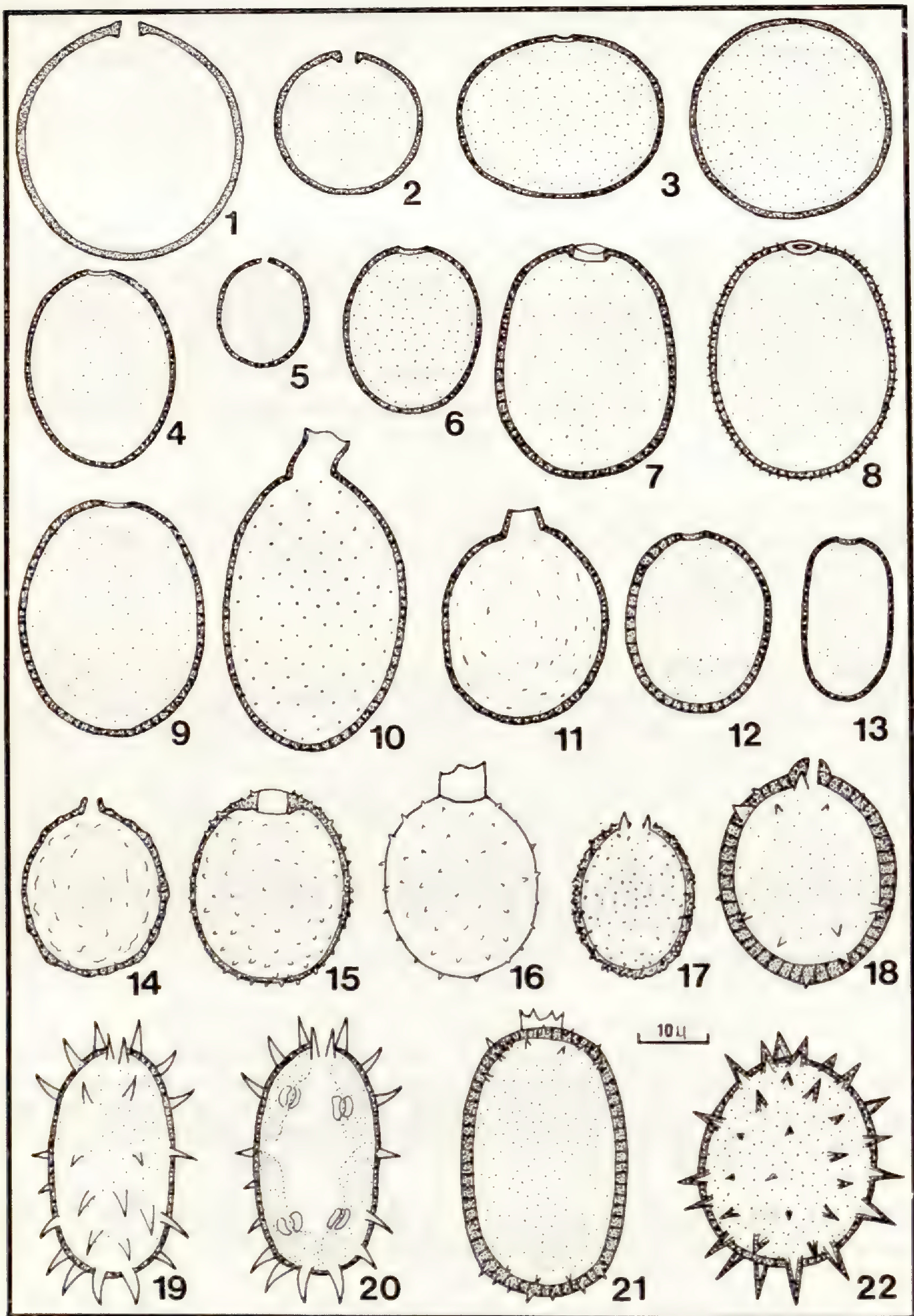


PLANCHE V

Tr. caudata (Ehr.) Stein (pl. VII, 8). — Nos exemplaires sont un peu plus étroits que ceux signalés par d'autres auteurs. Dimensions cellulaires : 15 µm diam. ; 38 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 19.III.1977.

Distribution : Europe, Argentine.

Tr. curta Da Cunha emend. Defl. var. **curta** (pl. V, 3). — Les cellules sont presque sphériques, légèrement aplaties dans le sens antéro-postérieur. Paroi cellulaire finement ponctuée. Dimensions cellulaires : 28 µm diam. ; 23 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 2.VII.1977.

Distribution : Europe, Amérique du Sud, Australie.

Tr. dastuguei Balech var. **depauperata** nov. var. (pl. VI, 5). — Les exemplaires que nous avons rencontrés sont proches de *Tr. dastuguei* Balech, mais en diffèrent par les caractères que nous indiquons. *Tr. dastuguei* a été signalé une seule fois pour l'Argentine. En créant cette espèce, Balech (1944) donne, entre autres, les caractères suivants :

a — « Il y a des épines sur la partie médiane de la queue et à son extrémité, les épines médianes étant un peu plus grandes. »

b — « La loge porte des épines un peu plus courtes que sur l'appendice caudal ; ces épines ont des tailles croissantes en allant de l'apex vers la base de la loge. Dans la partie subcaudale elles s'arrêtent brusquement en formant un cercle d'épines. »

c — « Dimensions : Long. (s. épines) 52-63 µm (en général 60-63 µm) ; diam. (s. épines) 20-24 µm (en général 22-23 µm) ».

Si nous prenons en considération ces caractères, notre variété diffère de l'espèce par :

a — La queue pourvue ou dépourvue d'épines dans sa partie médiane, tandis que la partie distale en présente toujours 3.

b — Les épines de la loge de même taille que celle de l'appendice caudal, ou parfois plus longues, réparties de façon uniforme sans présenter le cercle basal de l'espèce-type.

c — Les dimensions de nos exemplaires moindres : entre 40-55 µm de longueur sans les épines (en général 40-45) × 13-18 µm de diam., sans les épines (en général 13-15 µm).

Ainsi que Balech l'indique pour l'espèce (*loc. cit.*), notre variété est également voisine de *Tr. fusiformes* Stokes, *Tr. magdaleniana* Defl., *Tr. nadsonii* Stav. et *Tr. acanthophora* Stokes.

PLANCHE V

1, *Trachelomonas volvocina* Ehrenbg. var. *volvocina* ; 2, *Tr. volvocina* var. *punctata* Skv. fa. ; 3, *Tr. curta* Da Cunha emend. Defl. var. *curta* ; 4 et 7, *Tr. abrupta* Swir. var. *abrupta* ; 5, *Tr. intermedia* Dang. var. *minor* nov. var. ; 6, *Tr. dybowski* Drezep. ; 8, *Tr. hispida* (Perty) Stein emend. Defl. var. *hispida* ; 9, *Tr. hispida* var. *punctata* Lemm. ; 10, *Tr. similis* Stok. var. *similis* ; 11, *Tr. planctonica* var. *vermiculosa* Balech ; 12, *Tr. intermedia* Dang. var. *intermedia* ; 13, *Tr. lemmermannii* Wolosz. emend. Defl. var. *lemmermannii* ; 14, *Tr. scabra* Playf. var. *scabra* ; 15, *Tr. bacillifera* var. *minima* Playf. ; 16, *Tr. hispida* var. *crenulatocollis* fa. *recta* Defl. ; 17, *Tr. hispida* (Perty) Stein emend. Defl. fa. *sudamericana* nov. fa. ; 18, *Tr. robusta* Swir. emend. Defl. ; 19 et 20, *Tr. balechii* nov. sp. ; 21, *Tr. raciborskii* var. *punctata* Skv. ; 22, *Tr. hirta* Da Cunha fa.

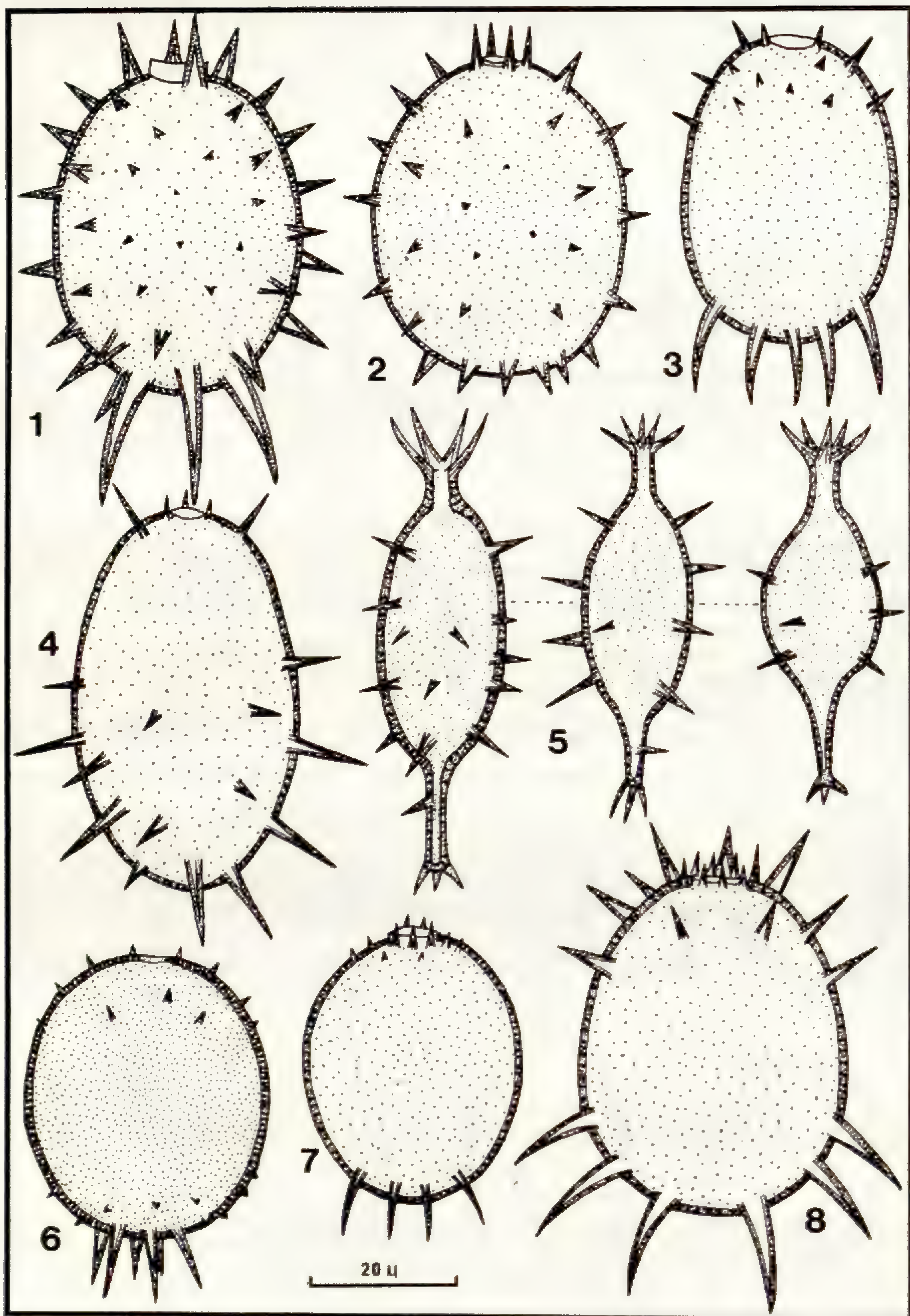


PLANCHE VI

Matériel étudié : Corrientes, étang Iberá, 12.II.1977, étang El Chiflón, 30.IV.1978.

A typo minoribus dimensionibus loricae, minore numero spinarum aequaliter in tota lorica dispertitarum differt. Cellulae diam. 13-18 µm ; *long.* 40-45 (-55) µm. *Iconotypus fig. nost. T.* VI. *fig.* 5. *In* Iberá *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 12. II. 1977.

Tr. **denissii** Defl. var. **denissii** (pl. VI, 6). — Dans cette espèce les cellules sont presque sphériques à largement ellipsoïdales, avec de courtes épines distribuées à l'avant et à l'arrière, et munies d'un bouquet d'épines plus fortes au pôle postérieur. Paroi cellulaire fine et densément ponctuée. Dimensions cellulaires : 34 µm diam. ; 39 µm long. ; épines postérieures 10 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Tres Hermanas, 23.I.1978.

Distribution : Venezuela, Belgique, Argentine.

Tr. **dybowski** Drezep. (pl. V, 6). — La loge est ellipsoïdale et la paroi finement ponctuée. Dimensions cellulaires : 19,5 µm diam. ; 23 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 22.II.1977.

Distribution : France, Pologne, Australie, Argentine.

Tr. **hispida** (Perty) Stein emend. Defl. var. **hispida** (pl. V, 8). — La loge elliptique est recouverte de petites épines très serrées. Dimensions cellulaires : 26 µm diam. ; 33 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 22.II.1977.

Distribution : cosmopolite.

Tr. **hispida** var. **crenulatocollis** fa. **recta** Defl. (pl. V, 16). — Le col cylindrique, droit, est caractéristique de cette forme. Dimensions cellulaires : 20-22,5 µm diam. ; 24-28 µm long. ; col 5 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977 ; étang Salada, 15.VII.1978.

Distribution : France, Argentine.

Tr. **hispida** var. **duplex** Defl. (pl. VII, 5). — Dans cette variété les épines sont localisées uniquement aux pôles. Paroi cellulaire ponctuée. Dimensions cellulaires : 22,5 µm diam. ; 28 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977.

Distribution : France, Argentine.

PLANCHE VI

1, *Trachelomonas armata* (Elw.) Stein var. *armata* ; 2, *Tr. superba* Swir. emend. Defl. var. *superba* ; 3, *Tr. armata* var. *longa* Defl. ; 4, *Tr. spectabilis* Defl. var. *hemicalvata* nov. var. ; 5, *Tr. dastuguei* Balech var. *depauperata* nov. var. ; 6, *Tr. denisii* Defl. var. *denisii* ; 7 et 8, *Tr. armata* var. *steinii* Lemm. emend. Defl.

Tr. hispida var. **punctata** Lemm. (pl. V, 9). — Cette variété se distingue du type par son absence d'épines. Paroi cellulaire finement scrobiculée. Dans nos matériels nous avons observé 8-10 chromatophores. Dimensions cellulaires : 25 µm diam. ; 32 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977.

Distribution : largement distribuée, probablement cosmopolite.

Tr. hispida (Perty) Stein emend. Defl. fa. **sudamericana** nov. fa. (pl. V, 17). — Les exemplaires de cette nouvelle forme se distinguent par leurs dimensions moindres et par leurs épines plus fortes que dans l'espèce-type. Au niveau du pore flagellaire on trouve une couronne d'épines. Dimensions cellulaires : 17 µm diam. ; 23 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 22.II.1977.

A typo minoribus dimensionibus spinisque robustioribus differt. Cellulae diam. 17 µm ; *long.* 23 µm. *Iconotypus fig. nost.* : *T.* V, *fig.* 17. *In* La Brava *palude, regionis* Corrientes, Argentine 22.II.1977.

Tr. hirta Da Cunha fa. (pl. V, 22). — Nos exemplaires sont de dimensions légèrement supérieures à celles signalées pour l'espèce. Paroi cellulaire ponctuée avec fortes épines. Dimensions cellulaires : loge 24 µm diam. ; 28 µm long. ; bouche 2,5 µm diam. ; épines 3,5-4 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977.

Distribution : Brésil, Argentine.

Tr. intermedia Dang. var. **intermedia** (pl. V, 12). — La loge est ellipsoïdale, finement ponctuée, dépourvue de col. Dimensions cellulaires : 19 µm. ; 24 µm long. ; bouche 2,5 µm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977.

Distribution : cosmopolite.

Tr. intermedia Dang. var. **minor** nov. var. (pl. V, 5). — Les loges sont subsphériques ou largement ellipsoïdales, avec une paroi fine et étroitement ponctuée. La nouvelle variété se distingue de l'espèce par ses dimensions très inférieures. Dimensions cellulaires : 12 µm diam. ; 14 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Medina, 15.II.1978.

A typo minoribus dimensionibus differt. Cellulae diam. 12 µm ; *long.* 14 µm. *Iconotypus fig. nost.* : *T.* V, *fig.* 5. *In* Medina *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 15.II.1978.

Tr. kelloggii Skv. emend. Defl. var. **kelloggii** (pl. VII, 2). — L'ornementation de la paroi de la loge de nos exemplaires est constituée par des petites épines irrégulièrement distribuées à chaque pôle. La paroi cellulaire est densément ponctuée. Dimensions cellulaires : 32-35 µm diam. ; 34-41 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 28.VII.1979 ; étang Salada, 15.VII.1978.

Distribution : Europe, Manchurie. Venezuela, Argentine.

Tr. lemmermannii Wolosz. emend. Defl. var. **lemmermannii** (pl. V, 13). — Nos exemplaires sont de taille légèrement inférieure aux dimensions signalées par d'autres auteurs. Dimensions cellulaires : 12 µm diam. ; 24 µm long. Paroi cellulaire finement scrobiculée.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 28.VII.1979.

Distribution : Allemagne, France, Java, Venezuela, Argentine.

Tr. megalacantha Da Cunha var. **longispina** nov. var. (pl. VII, 1). — Cette nouvelle variété présente les loges ellipsoïdales pourvues d'épines fortes et droites, distribuées régulièrement sur toute la surface cellulaire. Elle se distingue de l'espèce par les dimensions très supérieures de ses épines. Le pore flagellaire, dépourvu de col, est entouré par une couronne de courtes épines droites. Dimensions cellulaires : 27 µm diam. : 47 µm long. ; épines 23 µm long. ; diam. de la bouche 5 µm.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá, 12.II.1977.

A typo majoribus dimensionibus spinarum differt. Cellulae diam. 27 *µm long.* ; *long. setis* 23 *µm. Iconotypus fig. nost.* : *T.* VII, *fig.* 1. *In* Iberá *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 12.II.1977.

Tr. planctonica Swir. var. **planctonica** (pl. IV, 8). — Dimensions cellulaires : 30 µm long. ; 25 µm diam. ; diam. pore flagellaire 3,6 µm.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá Sud, 12.II.1978.

Distribution : URSS, Europe, Argentine.

Tr. planctonica var. **vermiculosa** Balech (pl. V, 11). — Nos exemplaires coïncident avec ceux rencontrés par Balech (1944) pour Buenos Aires. Dimensions cellulaires : 22 µm diam. ; 28 µm long (avec col) ; pore flagellaire 5 µm de diam. dans la base.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Medina, 15.II.1978.

Distribution : Cette espèce n'est connue que de l'Argentine.

Tr. raciborskii var. **punctata** Skv. (pl. V, 21). — Les loges sont ellipsoïdales, avec leurs côtés subparallèles. Un groupe de petites épines est irrégulièrement distribué dans chaque pôle. Le pore apical est pourvu d'un col cylindrique à bords irréguliers. Dimensions cellulaires : 23 µm diam. ; 38 µm long. (avec col).

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Medina, 15.II.1978.

Distribution : La variété est connue seulement pour la Manchurie.

Tr. robusta Swir. emend. Defl. (pl. V, 18). — Les loges ellipsoïdales sont pourvues d'épines fortes et courtes distribuées d'une façon irrégulière et éparse sur la surface. Paroi cellulaire épaisse, scrobiculée. Dimensions cellulaires : 21 µm diam. ; 25 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang El Chiflón, 30.IV.1978.

Distribution : Allemagne, France, URSS, Venezuela, Argentine.

Tr. scabra Playf. var. **scabra** (pl. V, 14). — Les parois, dans cette variété, sont rugueuses, sans épines. Le pore flagellaire est entouré par un col de petites dimensions. Dimensions cellulaires : 20 μm diam. ; 23,5 μm long.

Matériel étudié : Corrientes, étang La Brava, 28.VII.1979.

Distribution : Allemagne, Lettonie, Australie, Venezuela, Argentine.

Tr. similis Stokes var. **similis** (pl. V, 10). — Les loges sont ellipsoïdales, avec un col incliné et des bords irréguliers. Paroi cellulaire scrobiculée. Dimensions cellulaires : 24-26 μm diam. ; 37-38 μm long. (sans col) ; long. col 5-6 μm diam. ; diam. du pore flagellaire 6 μm.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977.

Distribution : cosmopolite.

Tr. spectabilis Defl. var. **hemicalvata** nov. var. (pl. VI, 4). — Cette nouvelle variété se distingue de l'espèce par la localisation de ses épines dans la partie inférieure de la cellule seulement. Le pore flagellaire, dépourvu de col, est entouré par un petit nombre de courtes épines. Dimensions cellulaires : 32 μm diam. ; 54 μm long. ; long. épines 12-14 μm.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 21.VI.1977.

A typo spinarum loco unice in inferiore parte loricae differt. Cellulae diam. 32 μm ; *long.* 54 μm ; *long. setis* 12-14 μm. *Iconotypus fig. nost.* : *T.* VI, *fig.* 4. *In* La Brava *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 21.VI.1977.

Tr. spinosa Stokes (pl. IV, 9). — Nos exemplaires se rapprochent fortement de ceux photographiés par Thomasson (1971). Dimensions cellulaires : 28 μm diam. ; 38 μm long. ; long. des épines 6-12 μm.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Iberá Sud, 12.II.1978 ; 6.X.1977.

Distribution : USA, Brésil, Argentine.

Tr. superba Swir. emend. Defl. var. **superba** (pl. VI, 2). — Dans quelques-uns de nos exemplaires, on distingue nettement une couronne d'épines entourant le pore flagellaire légèrement plus grandes que les autres. Dimensions cellulaires : 31 μm diam. ; 37 μm long.

Matériel étudié : Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, étang Iberá, 12.II.1977.

Distribution : cosmopolite.

PLANCHE VII

1, *Trachelomonas megalacantha* Da Cunha var. *longispina* nov. var. ; 2, *Tr. kelloggii* Skv. emend. Defl. var. *kelloggii* ; 3, *Tr. volzii* Lemm. var. *ovum* nov. var. ; 4, *Tr. acanthostoma* Stok. emend. Defl. var. *acanthostoma* ; 5, *Tr. hispida* var. *duplex* Defl. ; 6, *Tr. acanthostoma* Stok. emend. Defl. fa. *tridentata* nov. fa. ; 7 *Strombomonas chodati* (Skv.) Defl. ; 8, *Trachelomonas caudata* (Ehr.) Stein ; 9, *Strombomonas jaculata*, (Palmer) Defl. ; 10, *Str. treubii* (Wol.) Defl. var. *treubii* ; 11, *Str. ovalis* (Playf.) Defl. ; 12, *Str. eurystoma* fa. *incurva* (Bush.) Popova ; 13, *Str. eurystoma* (Stein) Popova fa. *eurystoma* ; 14, *Str. deflandrei* (Roll) Defl.

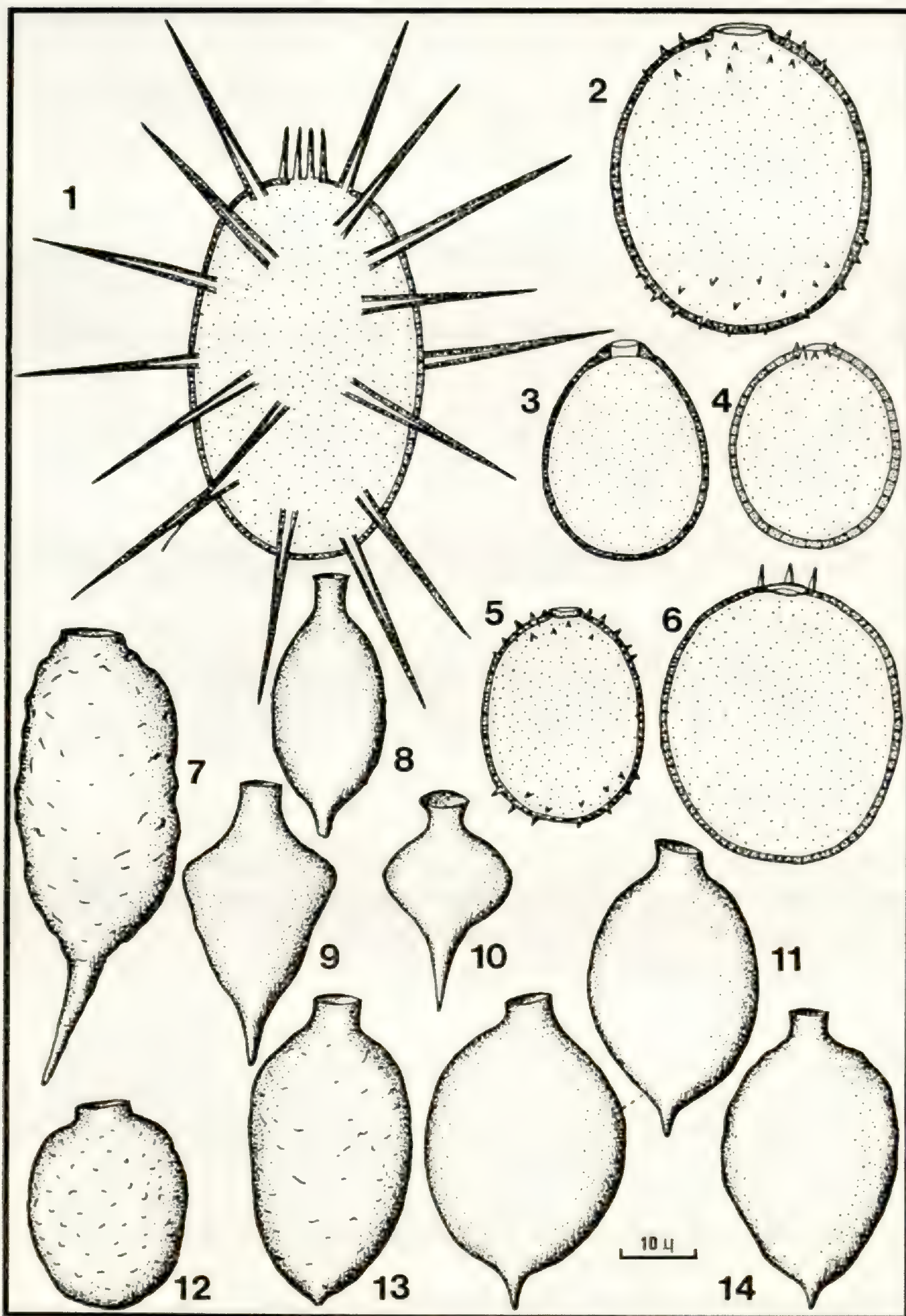


PLANCHE VII

Tr. volvocina Ehrenbg. var. **volvocina** (pl. V, 1). — Les loges sphériques et lisses et la présence de deux chromatophores caractérisent nettement cette espèce. Dimensions cellulaires : 22-30 µm diam. ; pore flagellaire 2 µm diam.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Fernández, 14.III.1977 ; étang Trim, 16.II.1978, fleuve Paraguay, 19.VIII.1977.

Distribution : cosmopolite.

Tr. volvocina var. **punctata** Playf. fa. (pl. V, 2). — Nos exemplaires se distinguent de la variété par leurs dimensions supérieures. Dimensions cellulaires : 21 µm diam. ; 20 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, flaques d'eau proches de l'étang La Brava, 28.VII.1977.

Tr. volzii Lemm. var. **ovum** nov. var. (pl. VII, 3). — Notre nouvelle variété se distingue de l'espèce par ses cellules nettement ovoïdes, l'extrémité postérieure étant plus large que l'antérieure. Paroi cellulaire scrobiculée. Dimensions cellulaires : 24 µm diam. ; 34 µm long.

Matériel étudié : Corrientes, flaques d'eau proches de l'étang La Brava, 28.VII.1977.

Strombomonas chodati (Skv.) Defl. (pl. VII, 7). — Dans nos exemplaires les loges sont presque cylindriques, à contours irréguliers, avec une longue queue. Paroi cellulaire rugueuse. Dimensions cellulaires : 23 µm diam. ; 68 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, flaques d'eau provenant de l'étang La Brava, 28.VII.1977.

Distribution : Australie, Venezuela, Argentine.

Str. deflandrei (Roll) Defl. (pl. VII, 14). — Les loges sont ovoïdes, à parois irrégulières. La queue est courte et le col cylindrique. Dimensions cellulaires : 27 µm diam. ; 44 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, fleuve Negro, 26.I.1978.

Distribution : URSS, Argentine.

Str. diptera nov. sp. Zalocar et Tell (pl. VIII, 10). — Les loges sont ellipsoïdales, aplaties, avec la partie basale plus large que la partie apicale. Le col est long, et constitue environ 1/3 du corps cellulaire : la queue est droite et courte. Une aile de 5 µm de largeur, à bords irréguliers, s'étend du col jusqu'à la queue, en forme de spirale. Dimensions cellulaires : 25 µm diam. ; 40 µm long. ; long. col. 9 µm ; diam. col 5 µm.

Cette nouvelle espèce est proche de *Str. tetraptera* Balech et Dast., de laquelle elle se distingue par la présence de 2 ailes au lieu de 4. En outre, les ailes de *Str. tetraptera* sont longitudinales et non spiralées.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, Estero Feldman, 15.XI.1978.

Lorica ovata complanata cum duabus alis in cochleam e ora a basale parte retortis. Cellulae diam. 25 µm ; *long.* 40 µm. *Iconotypus fig. nost.* : *T.* VIII, *fig.* 10. *In* Feldman *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 15.XI.1978.

Str. eurystoma (Stein.) Popova fa. **eurystoma** (pl. VII, 13). — Les loges sont irrégulièrement ellipsoïdales, se retrécissant vers l'extrémité distale pour finir dans une queue à peine ébauchée. Col court, irrégulier. Paroi cellulaire rugueuse. Dimensions cellulaires : 22 µm diam. ; 43 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, fleuve Negro, 26.I.1978.

Distribution : Europe centrale, Australie, Argentine.

Str. eurystoma fa. **incurva** (Bush.) Popova (pl. VII, 12). — Loges nettement ellipsoïdales, à paroi rugueuse. L'extrémité distale est arrondie et ne présente pas de queue. L'extrémité antérieure présente un col court et large. Dimensions cellulaires : 20 µm diam. ; 27 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, fleuve Negro, 26.I.1978.

Distribution : URSS, Argentine.

Str. fluviatilis (Lemm.) Defl. var. **fluviatilis** (pl. VIII, 7). — Nos exemplaires sont légèrement plus grands que ceux décrits par les autres auteurs. Dimensions cellulaires : 22 µm diam. ; 50 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Los Pájaros, 2.III.1979.

Distribution : probablement cosmopolite.

Str. fluviatilis var. **curvata** (Lemm.) Skv. (pl. VIII, 1). — Cette variété se caractérise par sa queue légèrement courbée. Dimensions cellulaires : 26 µm diam. ; 65 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Medina, 15.II.1978.

Distribution : Siam, Argentine.

Str. fluviatilis var. **laevis** (Lemm.) Skv. (pl. VIII, 2). — Cette variété présente une loge largement elliptique, prolongée vers sa base par une queue cunéiforme. Le col, plus étroit dans sa partie inférieure, s'élargit vers l'extrémité libre. La variété se distingue de l'espèce par ses dimensions supérieures. Dimensions cellulaires : 27 µm diam. ; 60 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, fleuve Negro, 26.I.1978.

Distribution : cosmopolite.

Str. girardiana (Playf.) Defl. (pl. VIII, 9). — Dimensions cellulaires : 17 µm diam. ; 37 µm long. ; long. du col 3,5 µm.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Catay, 2.III.1979.

Distribution : Australie, Égypte, Venezuela, Argentine.

Str. gibberosa (Playf.) Defl. var. **gibberosa** (pl. VIII, 6). — Dimensions cellulaires : 27-33 µm diam. ; 57-73 µm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, Estero Feldman, 15.XI.1978 ; étang Herradura, 2.XI.1978 ; fleuve Paraná, 13.III.1979.

Distribution : cosmopolite.

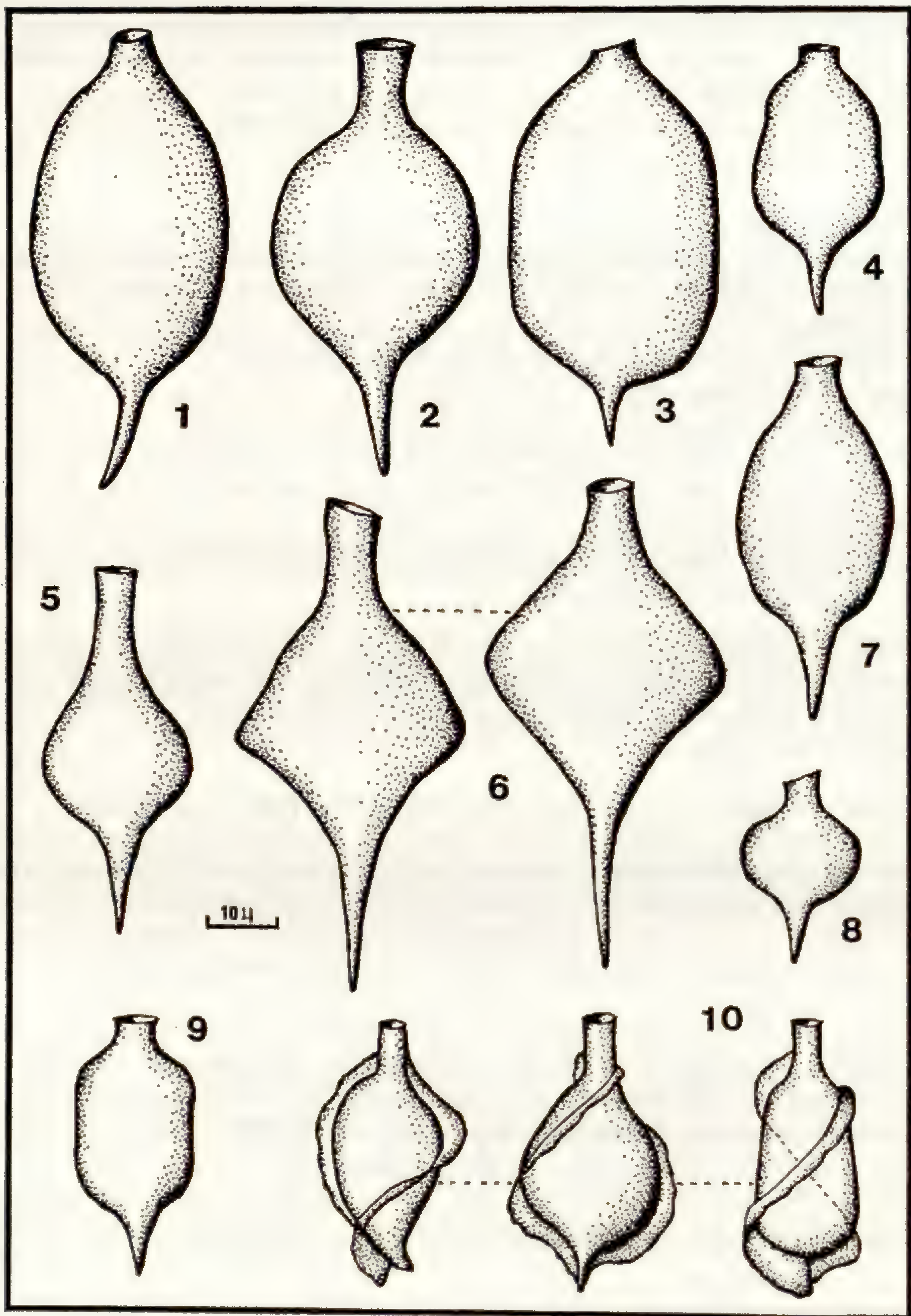


PLANCHE VIII

Str. gibberosa var. **longicolis** Playf. (pl. VIII, 5). — La variété se distingue de l'espèce par les dimensions du col, supérieures dans la variété. Dimensions cellulaires : 22 μm diam. ; 53 μm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, Estero Feldman, 15.XI.1978.

Distribution : Australie, Argentine.

Str. jaculata (Palmer) Defl. (pl. VII, 9). — Les loges sont presque rhomboïdales, nettement plus larges dans la moitié supérieure. Paroi cellulaire irrégulière. Dimensions cellulaires : 20 μm diam. ; 37 μm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, flaques d'eau provenant de l'étang La Brava, 28.VII.1977.

Distribution : connue seulement des États-Unis et d'Argentine.

Str. ovalis (Playf.) Defl. (pl. VII, 11). — Les loges sont régulièrement ellipsoïdales, avec une queue de courtes dimensions à l'extrémité distale. Col court, presque cylindrique. Paroi lisse. Dimensions cellulaires : 23-27 μm diam. ; 38-42 μm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, fleuve Negro, 26.I.1978, étang La Brava, 28.VII.1977.

Distribution : Australie, Argentine.

Str. treubii (Wol.) Defl. var. **treubii** (pl. VII, 10). — Les loges, largement ellipsoïdales, finissent par une longue queue conique. Dans nos exemplaires le col, nettement plus étroit dans sa base, est évasé vers l'extrémité libre. Dimensions cellulaires : 17 μm diam. ; 29 μm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang La Brava, 28.VII.1977.

Distribution : Java, Argentine.

Str. rotunda (Playf.) Defl. (pl. VIII, 8). — Dimensions cellulaires : 17 μm diam. ; 28 μm long. ; col 6 μm long. ; queue 9 μm long.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, Estero Feldman, 15.XI.1978 ; étang Herradura, 2.XI.1978.

Distribution : Australie, Argentine.

Str. urceolata (Stokes) Defl. var. **urceolata** (pl. VIII, 3). — Les loges ont la forme d'une urne, avec leurs côtés presque droits. Dans nos exemplaires nous avons trouvé des cellules de différentes dimensions, présentant certaines variations morphologiques. Dimensions cellulaires : 19-27 μm diam. ; 37-57 μm long.

PLANCHE VIII

1, *Strombomonas fluviatilis* var. *curvata* (Lemm.) Skv. ; 2, *Str. fluviatilis* var. *levis* (Lemm.) Skv. ; 3, *Str. urceolata* (Stok.) Defl. var. *urceolata* ; 4, *Str. verrucosa* var. *zmiewika* (Swir.) Defl. ; 5, *Str. gibberosa* var. *longicollis* Playf. ; 6, *Str. gibberosa* (Playf.) Defl. var. *gibberosa* ; 7, *Str. fluviatilis* (Lemm.) Defl. var. *fluviatilis* ; 8, *Str. rotunda* (Playf.) Defl. ; 9, *Str. girardina* (Playf.) Defl. ; 10, *Str. diptera* nov. sp.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Medina, 15.II.1978.

Distribution : probablement cosmopolite.

Str. verrucosa (Dad.) Defl. var. **zmiewika** (Swir.) Defl. (pl. VIII, 4). — Cette variété est considérée par Popova (1966) comme synonyme de *Str. acuminata* (Schm.) Defl. Dimensions cellulaires : 19 µm diam. ; 38 µm long. ; long. du col. 3-4 µm ; diam. du col 6,5 µm ; long. queue 6,5 µm.

Matériel étudié : Argentine, Corrientes, étang Catay, 2.III.1979.

Distribution : URSS, Europe, Manchurie, Argentine.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Balech, E., 1944. — *Trachelomonas* de la Argentina. *An. Mus. Argen. Cienc. nat.*, **41** : 221-322.

Bonetto, A. A., M. A. Corrales, M. E. Varela, M. M. Rivero, C. A. Bonetto, R. E. Vallejos et Y. Zalakar, 1978*a*. — Lagunas Totoras y Gonzalez. *Ecosur*, **5** (9) : 17-55.

Bonetto, A. A., J. J. Neiff, A. Poi de Neiff, M. E. Varela, M. A. Corrales et Y. Zalakar, 1978*b*. — Laguna La Brava. *Ecosur*, **5** (9) : 57-84.

Couté, A., et G. Tell, 1979. — Ultrastructure d'une *Chlorococcale* : *Echinosphaeridium nordstedtii*. Lemm. *Protistologica*, **15** (3) : 337-341.

Deflandre, G., 1926. — Monographie du genre *Trachelomonas* Ehr. Nemours, 126 p.

— 1930. — *Strombomonas*, nouveau genre d'Euglénacées (*Trachelomonas* Ehrb. pro parte). *Arch. Protistenk.*, **69** (3) : 551-614.

— 1935. — *Trachelomonas*, Archaeomonadacées et Chrysostomatacées. *Arch. Protistenk.*, **85** : 306-311.

Frenguelli, J., 1929. — *Trachelomonas* de los esteros de la region del Iberá. *Revta chil. Hist. nat.*, **33** : 563-566.

Gojdics, M., 1953. — The genus *Euglena*. Univ. Wiss. Press, 268 p.

Huber-Pestalozzi, G., 1955. — Das phytoplankton des Süsswässer. *In* : A. Thienemann, Die Binnengewässer, **16** (4) : 1-606.

Pochmann, A., 1942. — Synopsis der Gattung *Phacus*. *Arch. Protistenk.*, **95** (2) : 81-250.

Popova, T. G., 1966. — Flora Plantarum Cryptogamarum URSS. *Euglenophyta*, **3** (1) : 1-410.

Popova, T. G., et T. A. Safonova, 1976. — Flora Plantarum Cryptogamarum URSS. *Euglenophyta*, **3** (1) : 1-286.

Pringsheim, E. G., 1956. — Contributions towards a Monograph of the Genus *Euglena*. *Nova Acta Leopoldina*, **18** (125) : 1-168.

Tell, G., 1979*a*. — Chlorophyceae d'eau douce rares et nouvelles de la République Argentine. *Revue Algol.*, N.S. **14** (1) : 39-48.

— 1979*b*. — *Scenedesmus* nouveaux ou intéressants de la République Argentine. *Revue Algol.* N.S. (Sous presse.)

Tell, G., et C. Bonetto, 1978. — Estudios ecológicos sobre las algas psammíticas de la laguna Totoras. *Ecosur*, **5** (9) : 85-96.

Tell, G., et A. Couté, 1979*a*. — Étude ultrastructurale des variations morphologiques de la paroi chez deux nouvelles variétés de *Cosmarium lagoense* Nordst. *Protistologica*, **15** (4) : 629-634.

Tell, G., et A. Couté, 1979*b*. — Ultrastructure de la paroi cellulaire de *Coelastrum sphaericum* var. *rugulosum* (Thom.) Sodomkova en Microscopie Electronique à Balayage. *Revue Algol.*, N.S., **14** (2) : 163-168.

Tell, G., et Y. Zalakar, 1979. — Algas de agua dulce del Nordeste argentino y sur del Paraguay. *Boln Soc. argent. Bot.*, **18** (3-4) : 29-46.

Thomasson, K., 1971. — Amazonian Algae. *Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 2e sér., **86** : 1-57.

Varela, M. E., M. A. Corrales, G. Tell, A. Poi de Neiff et J. J. Neiff, 1978. — Biota acuatica en los « embalsados » de la laguna La Brava y caracteres del habitat. *Ecosur*, **5** (9) : 97-118.

Manuscrit déposé le 16 octobre 1979.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, nº 1 : 49-78.

Végétation des affleurements de serpentine du département de la Corrèze

par L. Bruneryé *

Résumé. — L'auteur étudie la végétation des affleurements de serpentine de Corrèze en les comparant à ceux de Haute-Vienne et de l'Aveyron. Après avoir décrit les divers groupements végétaux, il passe en revue tous les taxons pouvant être qualifiés de serpentinophytes au sens le plus large, indique leur répartition régionale et signale leurs particularités écologiques ou morphologiques éventuelles. Les affleurements serpentiniques de Corrèze servent de stations refuges en limite d'aire à des espèces provenant d'éléments phytogéographiques différents, espèces qui se trouvent ici exceptionnellement mêlées. Les serpentinophytes vraies sont très peu nombreuses, et la plupart de celles décrites précédemment de la Haute-Vienne ou de l'Aveyron sont sans valeur.

En 1974, R. Maisonneuve, nous faisant profiter de ses recherches botaniques en Corrèze (cf. Maisonneuve, 1975), nous conduit sur les serpentines de Chenaillers-Mascheix (canton de Beaulieu-sur-Dordogne), puis, en 1975, sur celles de Reygade et de Mercœur. La flore riche et très particulière nous incite à une étude comparative avec la végétation déjà connue des serpentines de Haute-Vienne (La Roche-l'Abeille, Magnac-Bourg) et de l'Aveyron (Puy de Volf). Aux stations précédentes, toutes situées dans le sud de la Corrèze, nous avons ajouté l'observation de celle du Plantadis près du Lonzac, dans le nord du département.

Aucune étude critique récente n'a été faite sur les espèces « serpentinophytes » décrites autrefois, principalement par Coste (1897) et par Le Gendre (1919). Le travail de Duvigneaud (1966) envisage surtout les aspects biogéochimiques et phytosociologiques sans aborder les problèmes taxonomiques. Dans la présente publication, après une description rapide des groupements végétaux, nous nous attacherons à la floristique principalement sous ses aspects biogéographique et taxonomique. La valeur « serpentinophyte » des espèces sera particulièrement discutée.

Nous tenons à remercier bien vivement ceux qui nous ont aidé dans nos recherches : E. Contré (Paisay-le-Tort, Deux-Sèvres), R. Corillion (Angers), P. Donadille (Marseille), P. Jovet (Paris), M. Kerguelen (Versailles), R. Lugagne (Saint-Avit-de-Tardes, Creuse), R. Maisonneuve (Tulle), B. de Retz (Le Chesnay, Yvelines), R. Virot (Paris).

La nomenclature utilisée est celle de Flora Europaea pour les plantes supérieures [Nouvelle Flore de Belgique (1973), pour les Monocotylédones, non encore parues dans Flora Europaea].

* *Laboratoire de Cryptogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 12 rue de Buffon, 75005 Paris.*

Pour les Bryophytes nous avons adopté, sauf indication de nom d'auteur, la nomenclature de Dixon (The student's handbook of British mosses, 1954) pour les Mousses, et celle de Macvicar (The student's handbook of British hepatics, 1960) pour les Hépatiques.

I. DESCRIPTION DES AFFLEUREMENTS

1. Serpentine de Bettu

Un filon de roches serpentineuses d'environ 300 m de largeur, dirigé NNW-SSE, affleure sur 3 km dans la commune de Chenaillers-Mascheix, entre le hameau du Doumèche, au nord, et la ferme de Toutou, commune de Brivezac, au sud. La partie nord, surtout constituée de gneiss serpentineux, est partiellement masquée par des matériaux allogènes. Au sud-est du Mazeaud et à l'ouest de Bettu, le filon enjambe la crête séparant la vallée de la Ménoire, à l'ouest, de celle de la Dordogne, à l'est, atteignant la cote 451 m. Sur serpentine pure, 25 hectares en talus rocheux, prairies, pelouses arides, escarpements, portent une végétation très particulière. A 300 m au sud-ouest de Bettu, une arête rocheuse escarpée domine de 260 m, en un site magnifique, le méandre de la Dordogne à Brivezac.

2. Serpentine de Toutou (commune de Brivezac)

Aux abords immédiats de la ferme de Toutou, quelques rochers, un plateau aride, un champ et une prairie correspondent à un affleurement d'un à deux hectares marquant l'extrémité sud du filon de Bettu. Malgré une anthropophilie très accentuée on retrouve dans la végétation bon nombre de serpentinophytes de l'affleurement précédent.

3. Serpentine de Reygade

Au nord-est du village, juste au sud-est de la ferme du Bousquet, la serpentine forme un plateau de 1 000 m sur 250 m, allongé NNW-SSE. Le ruisseau de Rocquecourbine le divise en deux parties par une entaille profonde : au nord, une pelouse aride surpâturée et des escarpements, au sud, une rocaille moins pâturée, parsemée de nombreux genévriers et présentant quelques suintements.

4. Serpentine du Cauzenille (commune de Mercœur)

A l'est du hameau de Cauzenille (également orthographié Causinil), dans un site très accidenté et boisé, un chapelet de petits affleurements de moins de 10 hectares chacun ne constituent probablement qu'un seul filon de 1,5 km toujours orienté NNW-SSE. Sur les pentes les moins fortes, boisées et de végétation banale, les apports gneissiques des niveaux supérieurs masquent la serpentine. Par contre les escarpements dominant les vallées encaissées des ruisseaux du Deyroux et du Quié recèlent une flore intéressante avec des faciès de pelouse sur les ressauts.

5. **Serpentine du Plantadis (commune du Lonzac)**

A quelques centaines de mètres du hameau, cet affleurement elliptique orienté E-W, forme un plateau parsemé de blocs rocheux, doucement incliné vers la Vézère toute proche. Malgré une faible superficie de moins de 10 hectares, rochers, lande herbeuse et pelouse rase renferment quelques espèces intéressantes. Ce filon de serpentine isolé dans le nord de la Corrèze se trouve à une trentaine de kilomètres au sud-est des affleurements de Haute-Vienne et à plus de 40 km au nord-est de ceux que nous venons de citer.

II. GROUPEMENTS VÉGÉTAUX

A — Végétation bryophytique pionnière des rochers

Le recouvrement muscinal important, varié en espèces, semble cependant plus faible qu'en Haute-Vienne. *Hedwigia ciliata*, *Pterogonium ornithopodioides*, *Rhacomitrium lanuginosum* et *Frullania tamarisci* bien que toujours abondants n'ont pas le caractère fortement dominant qu'ils présentent à La Roche-l'Abeille et à Magnac-Bourg. Parmi les *Grimmia*, également fréquents, nous avons déterminé : *Grimmia pulvinata*, *G. trichophylla*, *G. campestris* (= *G. leucophaea*), plus rare, à Bettu. Citons aussi *Hymenostomum tortile* B. et S., *Frullania dilatata*, à Reygade.

B — Crevasses profondes des rochers

Ce biotope, exclusivement peuplé de fougères, est caractérisé par *Asplenium cuneifolium* toujours présent et abondant et par *Cheilanthes maranthae* souvent très abondant mais absent au Plantadis. *Asplenium trichomanes* est constant. *Asplenium septentrionale*, rare, se trouve à Causinil et à Reygade.

C — Replats rocheux et crevasses remplies d'humus

Sur les replats peu importants et dans les fissures, le sol est constitué d'une terre noire humifère, due à l'action de la couverture muscinale reposant directement sur le roc. Sur les replats de plus grande surface, on observe tous les passages entre ce type de sol et celui de la pelouse à Fétuque.

Sedum reflexum caractérise ce biotope, tant par son abondance que par sa floraison spectaculaire. Il est toujours accompagné, sur les replats à humus peu profond, de *Thymus polytrichus* ssp. *arcticus*, *Silene armeria* et *Allium sphaerocephalum*. *Festuca lemanii*, constante, atteint dans ces sites une très grande taille. Les espèces à appareil souterrain développé enfoncent profondément leurs racines dans les fentes, souvent très étroites, des rochers : *Armeria plantaginea*, *Potentilla heptaphylla*, *Silene vulgaris* ssp. *vulgaris* (peu abondant), *Euphorbia flavicoma* (Bettu), *Sesamoides canescens* ssp. *canescens* (Reygade), *Trinia glauca*

(Reygade). A Causinil, on rencontre en outre *Dianthus carthusianorum*, très abondant, et *Cheilanthes maranthae*. Une morphose d'*Achillea millefolium* (cf. *A. serpentini* Coste) a été trouvée une fois, à Bettu.

D — Pelouses

Deux types de pelouses constituent, pour les affleurements de serpentine de Corrèze, les biotopes les plus caractéristiques et les plus riches en espèces particulières.

D1 — Pelouse enrochée à *Festuca lemanii*

Ce groupement, largement développé, occupe des terrains rocailleux, plus ou moins accidentés, rarement plans. Ainsi que l'a mis en évidence Duvigneaud (1966) au sujet des serpentines de Haute-Vienne, il s'agit d'une pelouse secondaire, née de l'évolution régressive à partir de groupements de type lande, entretenue par les activités humaines, principalement par le pâturage (vaches et brebis). Duvigneaud insiste sur la « facilité avec laquelle la lande s'empare du terrain lorsque la pédogenèse n'est pas perturbée ». Au sud de la Corrèze cette dynamique de la lande semble fortement atténuée, probablement en raison du climat plus sec en été. A Cauzenille et à Reygade, une partie de la pelouse à Fétuque se maintient sans être actuellement pâturée. Le sol, de type rendzine, peu profond à squelettique, est d'un brun plus ou moins rouge, la coloration rouge s'accentuant par temps sec. De texture limono-argileuse, il devient compact, avec parfois même des fentes de retrait, dans les périodes sèches de l'été. Les mesures de pH effectuées sur le terrain avec le pehamètre Hellige, nous ont toujours indiqué un sol acide : pH 5 à 6. En dehors de quelques plages entre les rochers qui peuvent correspondre à une pelouse primaire, le recouvrement est faible. Le nombre d'espèces s'élève à une soixantaine. La composition floristique varie dans l'espace, suivant les affleurements, et dans le temps (floraison échelonnée ou irrégulière d'espèces annuelles ou géophytes).

Festuca lemanii, très variable en taille selon la profondeur et les ressources en eau du sol, forme le fond de la végétation. *Agrostis tenuis*, plus ou moins abondant, l'accompagne.

Des espèces qui peuvent être considérées comme serpentinophytes régionales ou locales constituent un ensemble caractéristique. *Armeria plantaginea*, *Polygala oxyptera*, *Scilla autumnalis* et *Potentilla heptaphylla* sont constantes. D'autres espèces ne se trouvent que sur un ou deux affleurements : *Plantago serpentina* et *Silene armeria* à Bettu et Causinil, *Euphorbia flavicoma* à Bettu et Reygade, *Koeleria vallesiana* à Causinil et Reygade, *Trifolium montanum*, *Veronica spicata* et *Silene gallica* à Bettu, *Allium ericetorum* et *Trinia glauca* à Reygade.

Parmi les espèces moins caractéristiques mais constamment abondantes citons : *Allium sphaerocephalum*, *Centaurea debauxii* ssp. *nemoralis*, *Euphrasia stricta*, *Leontodon taraxacoides* ssp. *taraxacoides*, fort grêle, *Linum catharticum*, *Lotus corniculatus* très rabougri, *Pimpinella saxifraga* ssp. *seselifolia*, *Scleranthus perennis*, *Thymus polytrichus* ssp. *arcticus* et *Juniperis communis* qui parsème toujours la pelouse de ses buissons. Notons aussi *Genista anglica* et *Odontites verna* ssp. *serotina* pour leur abondance à Causinil et à Reygade en contraste avec leur absence à Bettu ; cette curieuse répartition de deux espèces d'écologie théoriquement différente, réunies ici dans un même groupement, illustre ce qu'il peut y avoir d'apparemment « illogique » dans le peuplement de ces terrains sur serpentine.

Dans ce biotope très ouvert, soumis au ruissellement en période humide et au dessèchement en été, les annuelles sont nombreuses (30 % des espèces). Leur apparition est souvent irrégulière d'une année à l'autre, en fonction des variations climatiques. Pour un sol plutôt argileux, il faut remarquer l'importance du nombre des espèces dites des pelouses sableuses (calcaires ou siliceuses, cette distinction devenant sans valeur sur serpentine) : *Scilla autumnalis*, *Veronica spicata*, *Dianthus carthusianorum*, *Armeria plantaginea*, *Silene gallica*, *Aira caryophyllea*, plusieurs *Trifolium*, *Vulpia*, *Scleranthus*... Les espèces des pelouses marneuses sont, par contre, peu représentées : *Plantago serpentina*, *Linum catharticum*.

Avec les espèces pionnières déjà citées, en particulier les *Grimmia*, les Muscinées se maintiennent bien sur les plaques de rocher à nu. Sur la terre argileuse nous avons pu récolter : *Hymenostomum microstomum* R. Br., *Trichostomum crispulum*, *Campylopus polytrichoides* De Not., *Hypnum cupressiforme* var. *elatum*, *Fissidens decipiens* (Reygade).

D2 — Pelouse humide à *Agrostis canina*

A la différence de la pelouse à Fétuque, ce groupement, plus restreint, occupe des terrains plans, non ou peu rocailleux, mal drainés, souvent parsemés de cuvettes formant des flaques temporaires. Le sol, brun noirâtre, est moins argileux, souvent humide et rarement desséché. Bien que parfaitement définie du point de vue écologique, cette pelouse est parfois difficile à distinguer de la précédente en raison de sa répartition souvent ponctuelle au milieu de la pelouse à Fétuque. Les espèces caractéristiques sont, de plus, de petites annuelles à végétation très variable d'une année sur l'autre. Ce groupement est surtout bien représenté sur le petit affleurement du Plantadis et à Causinil.

Agrostis canina L. ss. forme un joli gazon, parfois dense, haut de 5 cm environ. Ses feuilles, très fines et légèrement glauques, deviennent beaucoup plus longues et d'un vert franc, en culture sur terrain plus riche. Il est accompagné d'un ensemble d'espèces constantes, que l'on retrouve dans la pelouse à Fétuque : *Agrostis tenuis*, *Euphrasia stricta*, *Leontodon taraxacoides* ssp. *taraxacoides*, *Polygala oxyptera*, abondant, *Scilla autumnalis*, *Thymus polytrichus* ssp. *arcticus*, etc.

Le groupe d'espèces caractéristiques renferme principalement des plantes des sables humides acides (Cicendion) : *Anagallis minima*, *Moenchia erecta*, *Sagina subulata*, *Ophioglossum azoricum* (Causinil, très localisé), *Radiola linoides*, *Scirpus setaceus*, *Juncus bufonius* et *J. lamprocarpus*. *Rorippa pyrenaica* très rabougri et *Polygonum rurivagum* croissent préférentiellement dans les flaques temporaires.

E — Prairie à *Brachypodium pinnatum* et *Filipendula vulgaris*

Cette prairie dense et verdoyante se développe en contrebas des arêtes rocheuses sur un sol profond, lourd et brun, dépourvu de fragments de roche. Le Brachypode domine mais se trouve fréquemment accompagné par *Festuca lemanii* qui peut localement être aussi abondante que lui (passage à la pelouse à Fétuque). Ce groupement n'est bien représenté qu'à Bettu : le surpâturage à Reygade, l'absence de sites convenables (terrain très accidenté) à Causinil, ont empêché son développement.

Une demi-douzaine d'espèces peuvent être considérées comme caractéristiques : *Filipendula vulgaris*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Hippocrepis comosa* et son parasite *Orobanche*

gracilis sont communes aux trois principaux affleurements. *Linum bienne*, *Genista tinctoria*, *Trifolium montanum* ne se trouvent qu'à Bettu. Les Orchidées, principalement *Serapias lingua* et *Orchis morio*, sont fréquentes. Parmi les espèces plus banales nommons *Achillea millefolium*, *Lotus corniculatus*, *Polygala vulgaris*, tous trois typiques contrairement aux formes ou écotypes observés dans les groupements précédents. On rencontre aussi *Pimpinella saxifraga* ssp. *seselifolia*, *Rhinanthus minor*, *Viola hirta*, *Prunella vulgaris* et sa variété *pinnatifida*, etc.

F — Talus herbeux enroché à Euphorbes et Fétuque

A Bettu, la présence de routes traversant l'affleurement de serpentine a provoqué la création de talus enrochés mais à sol plus riche et plus profond que celui de la pelouse à Fétuque. La végétation est un mélange d'éléments de celle-ci (*Festuca lemanii* et *Euphorbia flavicoma* principalement), de la prairie à Brachypode (*Brachypodium pinnatum*, *Linum bienne*, etc.), mais aussi d'espèces plus ou moins calcicoles probablement apportées du bassin de Brive par la circulation. Parmi ces plantes qui ne se trouvent ni sur les terrains siliceux environnants, ni dans les groupements naturels sur serpentine, citons : *Euphorbia cyparissias*, *Lathyrus aphaca*, *Ornithogalum umbellatum*, *Trifolium ochroleucum* (peut-être spontané dans la prairie à Brachypode), *T. rubens*, *Vicia villosa* ssp. *varia*.

G — Lande à *Erica cinerea* et *Filipendula vulgaris*

Bien moins représentée qu'en Haute-Vienne et peu caractéristique, la lande sur serpentine ne s'observe pratiquement qu'à Bettu. *Erica cinerea* et *Genista pilosa* dominent, accompagnés par *Ulex minor*, *Juniperus communis*, *Centaurea debeauxii* ssp. *nemoralis*, *Pimpinella saxifraga* var. *seselifolia* et *Potentilla erecta*. La Filipendule, le Brachypode, *Hypericum montanum* et surtout quelques rares pieds d'*Erica scoparia* différencient cette lande de celles des terrains gneissiques environnants. Sur la serpentine du Plantadis, on observe une lande de composition floristique encore plus banale avec *Brachypodium pinnatum* pour seule espèce différentielle.

H — Fourrés à *Rubus* et *Pteridium*

En l'absence de parcours par le bétail, l'envahissement de la lande a lieu rapidement. Les Ronces et la Fougère aigle s'installent d'abord, puis les arbustes (*Sarothamnus*, *Frangula alnus*, *Prunus* divers, *Betula pendula*) et *Lonicera periclymenum*. La strate herbacée se banalise : *Galium mollugo*, *Hypericum pulchrum*, *Teucrium scorodonia*. Les « indicateurs » de la serpentine se font plus rares : *Brachypodium pinnatum* toujours présent, *Hypericum montanum* rare mais assez constant, *Rhamnus cathartica* (un pied à Toutou).

I — Forêt sur sol plus ou moins lessivé

Le stade ultime de l'évolution, observable à Causinil surtout, est une forêt dérivée de la chênaie-charmaie, très influencée par l'homme. *Pinus silvestris* abonde. Le sol plus profond, plus évolué, le terrain accidenté avec lessivage sur pente amenant des sels minéraux des

terrains avoisinants, font perdre à la végétation toute particularité. Le sous-bois est constitué par *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Hypericum pulchrum*, *Teucrium scorodonia*, *Brachypodium silvaticum*, *Viola reichenbachiana*, etc. *Ruscus aculeatus* est localement très abondant. Seule, *Potentilla heptaphylla*, qui se maintient même sous une strate assez dense de *Pteridium*, indique le sous-sol de serpentine.

J — Prairie humide à *Carex* sp., *Juncus acutifolius* et *Galium uliginosum*

Le relief accidenté des affleurements de serpentine en Corrèze ne permet pas le développement de groupements végétaux très humides. On observe cependant une prairie marécageuse à Bettu, au sud et en contrebas de l'arête rocheuse. La végétation est celle de groupements identiques sur les terrains cristallins environnants : *Molinia coerulea*, *Luzula multiflora*, *Myosotis scorpioides*, *Euphrasia rostkoviana*, *Carum verticillatum*, *Ranunculus flammula*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Scutellaria minor*, etc. Parmi les nombreux *Carex* (*C. demissa*, *C. echinata*, *C. laevigata*, *C. pallescens*, *C. panicea*) on peut cependant noter la présence de *C. glauca* plutôt rare sur terrain cristallin, et surtout de *C. hostiana*, très rare en Corrèze.

K — Pelouse ruisselante à *Carex panicea* et *Molinia coerulea*

Ce groupement occupe ponctuellement quelques suintements persistants, sur pente, dans la pelouse à Fétuque. Généralement *Erica tetralix*, *Juncus acutiflorus*, *Carex panicea*, *C. demissa*, *C. echinata* en sont les espèces banales. Cependant, à Reygade on peut observer *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum angustifolium*, et *Rhynchospora alba*, assez inattendus sur ce sol de serpentine, presque squelettique.

III. FLORISTIQUE

Nous examinerons tous les taxons des serpentines de Corrèze, remarquables par leur présence (serpentinophytes vraies ou serpentinophytes locales), par leur abondance (serpentinophytes préférentes), par leurs particularités morphologiques (serpentinomorphoses). Les serpentinophytes de Haute-Vienne et de l'Aveyron absentes en Corrèze seront citées.

Serpentinophytes vraies

Ces espèces ne croissent, dans toute leur aire, que sur serpentine ou sur roches ultrabasiques.

Asplenium cuneifolium Viv. [= *A. serpentini* Tausch.]

Cette espèce, pratiquement présente sur tous les affleurements de serpentine de l'Europe centrale et méridionale, est caractéristique des crevasses profondes, surtout horizontales, et des cavités étroites sous les rochers. Les formes de passage (hybrides ?) avec *Asplenium*

Adianthum-nigrum ne sont pas rares. *Asplenium lamotteanum* Héribaud, signalé sur les serpentines de Haute-Vienne (Le Gendre, 1919) et de l'Aveyron, correspond à de tels individus.

Notons, pour mémoire, que *Asplenium adulterinum* Milde, indiqué certainement par erreur par Le Gendre sur les serpentines de Magnac-Bourg et jamais revu depuis, est une serpentinophyte du centre et du nord de l'Europe, absente en France.

Festuca ophioliticola Kerguelen

Un *Festuca* du groupe *ovina* s.l., abondant sur la serpentine du Plantadis, près du Lonzac, est ainsi interprété par Kerguelen (*in litt.*) : « sans doute une subsp. nouvelle du groupe de *Festuca ophioliticola-armoricana*... groupant des " *Festuca ovina* " tétraploïdes, à feuilles assez fines... alors que *F. ovina* L. s. str. du nord-est de l'Europe est diploïde 2n = 14 et n'existe pas en France ». Toujours d'après Kerguelen, de tels Fétuques sont caractéristiques des serpentines et des roches riches en métaux toxiques (plomb, zinc).... Une plante identique se trouve sur les serpentines de Magnac-Bourg (Haute-Vienne) ; il est possible que, présente également sur les autres affleurements serpentiniques de Corrèze, elle soit passée inaperçue au milieu des populations spectaculaires de *Festuca lemanii.*

Nous n'avons pas trouvé en Corrèze deux serpentinophytes vraies, décrites du Puy de Volf : *Agrostis canina* var. *decipiens* (Coste et Soulié) Rouy et *Leucanthemum vulgare* var. *meridionale* (Le Grand) Rouy. Ces deux taxons, qui semblent assez bien caractérisés, mériteraient une étude avec culture et seraient donc réellement endémiques du Puy de Volf.

Serpentinophytes locales

1. **Espèces à leur limite biogéographique**

Ces espèces occupent, sur serpentine, des stations isolées de l'aire principale.

a — Espèces occidentales (Atlantiques s.l.)

Sesamoides canescens (L.) O. Kuntze subsp. *canescens* [= *Astrocarpus purpurascens* (L.) Rafin.]

Hémicryptophyte, photophile, xérophile des sables et rochers siliceux. Ouest-méditerranéo-atlantique, répandue du Maroc à la Normandie et, vers l'est, jusqu'au nord-ouest de l'Italie. En France se rencontre surtout dans l'ouest, contourne le Massif Central par le nord (Allier, Saône-et-Loire). Remplacée en Auvergne et dans l'Aubrac par la vicariante montagnarde *S. pygmaea* (Scheele) O. Kuntze [= *Astrocarpus sesamoides* (L.) DC.].

Serpentinophyte régionale sur la bordure occidentale du Massif Central, elle caractérise les crevasses de rochers, étroites, profondes et remplies d'humus, à l'exclusion de tout autre milieu. Indiquée depuis longtemps à La Roche-l'Abeille, non signalée au Puy de Volf, elle est présente à Reygade. Les stations les plus proches seraient dans l'ouest de la Dordogne : Prigourieux et Saint-Martin près de Bergerac, La Roche-Chalais (Desmoulins, 1840).

Ophioglossum azoricum C. Presl. [= *O. vulgatum* L. subsp. *ambiguum* (Coss. et Germ.) Warburg]

Hémicryptophyte, photophile, méso-hygrophile supportant les assèchements prolongés, silicicole (?) des sols sablo-argileux minces sur roche compacte (type « platières »). Atlantique (?) : Açores, péninsule Ibérique, région atlantique française, îles Britanniques, Islande, mais également Var, Corse et signalé (T.R.) en Tchécoslovaquie et Pologne.

La station de Mercœur (serpentine de Causinil) est la seule actuellement connue du Massif Central, les plus proches se trouvant dans les départements de la Vienne et de la Gironde. L'Ophioglosse occupe une surface d'environ un mètre carré dans la pelouse à *Agrostis*, sur sol plan, humo-argileux, compact, épais de 5 cm environ. Les principales compagnes sont *Scilla autumnalis* (bulbes très nombreux), *Cerastium pumilum*, *Polygala oxyptera*, *Aira caryophyllea*, *Leontodon taraxacoides*. De nouvelles stations pourraient être découvertes dans la région, cette plante passant souvent inaperçue et ayant été autrefois confondue avec *Ophioglossum vulgatum*. Elle devra être recherchée sur tous les affleurements de serpentines qui offrent des sites écologiques favorables.

Erica scoparia L.

Phanérophyte, photophile, thermophile, silicicole tolérante des landes. Méditerranéo-atlantique ne dépassant pratiquement pas 300 m d'altitude en Limousin, où on ne la rencontre que dans le nord et le nord-ouest de la Haute-Vienne, le Nontronnais, le Confolentais et le pays de Brive.

Les affleurements de serpentines par leurs stations très chaudes et ensoleillées, peuvent servir de refuge en limite d'aire. Les localités de Bettu (Chenaillers-Mascheix) et de Toutou (Brivezac), très pauvres en individus sont les plus orientales de Corrèze. Notons que Bras indique également *Erica scoparia* sur serpentine à Ferragut, près de Najac, dans l'Aveyron. Une telle situation évoque celle d'*Erica vagans* sur les serpentines de Haute-Vienne. Cette espèce, serpentinophyte locale en Haute-Vienne, est absente de tous les affleurements de serpentine de Corrèze et de l'Aveyron.

b — Espèces méridionales (subméditerranéennes s.l.)

Cheilanthes maranthae (L.) Domin [= *Notholaena maranthae* (L.) Desv.]

Hémicryptophyte, photophile, thermophile, xérophile des rochers siliceux ou des roches ignées basiques ou ultrabasiques. Laté-méditerranéenne et paléo-subtropicale, serpentinophyte presque exclusive à la limite nord de son aire (Europe moyenne).

Très rare à La Roche-l'Abeille, assez fréquente à Magnac-Bourg et au Puy de Volf, cette fougère abonde sur les rochers de Bettu, Reygade et Causinil, surtout dans les crevasses profondes verticales. A Causinil, le *Cheilanthes* croît même en « pleine terre » sur les replats, presque dans la pelouse à Fétuque. On le rencontre également sur le petit affleurement du Toutou. Nous ne l'avons pas trouvé au Plantadis. Il est totalement absent en Limousin en dehors de la serpentine.

Le Gendre (1919) a nommé une var. *minima* de 10-12 cm en Haute-Vienne. Cette forme est manifestement sans valeur. Le *Cheilanthes* atteint couramment en Limousin 20-30 cm.

Euphorbia flavicoma DC.

Hémicryptophyte, photophile, thermophile des coteaux calcaires. Occidento-méditerranéenne. En France, répandue en Provence, atteint vers le nord-ouest le département de l'Aveyron où elle n'est pas rare.

Nous rapportons à ce taxon une Euphorbe du groupe *verrucosa-polygalifolia* particulièrement abondante à Bettu, plus rare à Reygade, absente sur les autres affleurements



Fig. 1. — *A droite* : *Euphorbia flavicoma*, plante en début de floraison (mai), rameaux fertiles non ramifiés à feuilles planes, lâchement insérées. Restes lignifiés des rameaux des années précédentes. Serpentine de Bettu. — *A droite, en bas* : même plante, rameau estival (août), stérile, ramifié, terminé par un bouquet de feuilles pliées en long. — *A gauche* : *Polygonum rurivagum*, dépressions de la pelouse à *Agrostis*. Serpentine du Plantadis, été 1977. (: niveau de l'eau).

de serpentine (fig. 1). Cette plante, qui affectionne les endroits rocailleux, possède une forte souche pivotante. Les tiges nombreuses, prostrées-ascendantes, forment un buisson surbaissé, atteignant 20 cm de hauteur et 35 cm de diamètre, où persistent les tiges lignifiées de l'année précédente. Les feuilles de 10-25 × 5-10 mm sont ovales-allongées, obtuses, finement serrulées-dentées, ordinairement réfléchies, rapidement caduques dans la moitié inférieure des tiges. Les rameaux stériles portent des feuilles lancéolées (10-15 × 3-5 mm) densément insérées, réfléchies, souvent plus ou moins pliées en deux. L'ombelle présente normalement cinq rayons et porte des capsules globuleuses de 3-4 mm densément couvertes de tubercules cylindracés. La graine de 2,1-2,5 mm possède une caroncule insérée dans le tiers supérieur de la zone hilaire. Les années sèches, la fertilité semble très faible.

D'après cette description, on peut constater que cette Euphorbe diffère : de *E. polygalifolia* par sa souche pivotante et ses feuilles toutes sensiblement de même taille sur un même rameau ; d'*E. verrucosa* (= *E. brittingeri*) par son port prostré, ses tiges persistantes et rameuses, ses feuilles réfléchies ; d'*E. flavicoma* ssp. *costeana* des serpentines du Puy de Volf par sa robustesse, par ses feuilles et sa capsule plus grandes. Elle semble différer également d'*Euphorbia flavicoma* ssp. *flavicoma* par son port plus prostré, sa capsule plus petite à tubercules cylindriques nombreux et très saillants (comme chez *E. verrucosa*).

L'Euphorbe des serpentines de Corrèze pourrait donc être une variété microendémique d'*E. flavicoma* mais nous n'avons pas encore pu vérifier par la culture la stabilité de ses caractères.

Trois taxons, plus ou moins méridionaux et considérés comme serpentinophytes locaux au Puy de Volf où ils sont abondants, ne remontent pas jusqu'en Corrèze : *Carex brevicolis* DC., orophyte sub-méditerranéo-caucasique, très isolé au Puy de Volf de ses stations les plus proches dans les Corbières et la Drôme ; *Biscutella sclerocarpa* Revel, endémique signalée çà et là dans le sud du Massif Central, très voisine de *B. lamottei* ; *Thlaspi arenarium* Jordan, simple forme de *T. alpestre* L. subsp. *alpestre* qui se rencontre dans le sud-ouest de la France.

c — Espèces médio-européennes

Potentilla heptaphylla L. [= *P. opaca* L., *P. rubens* (Crantz) Zimmeter *non* Vill.]

Hémicryptophyte, photophile préférente, mésohygrophile. Rochers, pelouses, landes, parfois bois herbeux, sur terrains généralement calcaires ou volcaniques. Centre-européenne, répandue de l'Ukraine en Alsace et du sud de la Suède à la Yougoslavie, à l'Italie et à la Savoie (mont Vuache). Aire isolée en Auvergne : terrains volcaniques du Puy-de-Dôme, est, centre et sud du département du Cantal, signalée en Aubrac et dans la région de Villefranche (Bras, 1877) en Aveyron. En Limousin, indication seulement de la présence près de Tulle de l'hybride avec *P. tabernaemontani*, *P.* x *aurulenta* Gremli (Chassagne, 1957, d'après herbier Pommeret) ; très certainement fixé par apomixie, il a été récemment retrouvé par R. Maisonneuve.

Depuis 1974 nous avons observé l'espèce dans les localités de Corrèze suivantes :

— serpentine de Bettu, principalement sur les replats et dans les crevasses des rochers, mais aussi dans la pelouse à Fétuque ;

— serpentine de Causinil, très abondante en des milieux divers : rochers, pelouse à Fétuque, sous-bois de feuillus et de Pins sylvestres, même sous les *Pteridium* ;

— serpentine du Plantadis, dans les crevasses de rochers ;

— Le Lonzac, sur les rochers d'éclogite dans une tranchée de l'ancienne voie ferrée Seilhac-Treignac, quelques individus croissent même sur le ballast ;

— Sornac, vallée de la Diège, sous Pons, en quelques exemplaires dans une lande herbeuse à Nard et à Callune sur sol granitique (avec M. Lugagne, 1976).

Nous l'avons observée également tout près de la Corrèze, sur les roches serpentineuses de Cahus (Lot).

Plusieurs variations ont été décrites dans l'espèce, dont en Auvergne *P. fagineicola* Lamotte et *P. brevistipulata* Dumas-Dam. Les exemplaires de Corrèze, homogènes et robustes, comparés avec les individus de l'Herbier du MNHN (Paris), nous ont semblé très proches de certains exciccata d'Europe centrale. Nous préférons donc nous en tenir à la dénomination spécifique.

La préférence de *P. heptaphylla* pour les roches ultrabasiques en Corrèze est à rapprocher de celle montrée par d'autres espèces du même groupe en Europe centrale : *P. crantzii* var. *serpentini* Borbas, *P. australis* f. *serpentina* Reichenbach. Toutefois notre plante ne semble pas constituer un taxon particulier.

Trifolium montanum L.

Hémicryptophyte, photophile, xérophile des coteaux arides calcaires, marneux ou volcaniques, parfois également des tourbières neutro-alcalines. Eurasiatique, appartenant chez nous à l'élément médio-européen. Assez fréquent en France dans l'est et les Pyrénées, irrégulièrement répandu ou rare dans le midi, le centre (surtout Berry) et la région parisienne, absent dans l'ouest et le nord-ouest. Pour le Massif Central, très rare dans le Puy-de-Dôme, assez rare dans le Cantal, assez répandu dans l'Aveyron, indiqué sans aucune précision dans le Lot (Delpon *in* Puel, 1852) et en Corrèze (Chrysostome de La Place *in* Puel).

Si nous négligeons ces deux dernières indications, la station de Bettu, où ce trèfle est caractéristique de la pelouse à Fétuque et de la prairie à Brachypode, constitue le seul poste avancé de l'espèce sur la bordure occidentale du Massif Central, au nord de la vallée du Lot. Les individus de Bettu, à fleurs blanches, entrent dans la morphologie moyenne de l'espèce (α *genuinum* G. et G.).

Veronica spicata L.

Hémicryptophyte, héliophile, xérophile à tendance psammophile et calcicole des pelouses à faible recouvrement. Comme l'espèce précédente, appartient en France à l'élément médio-européen : assez commun dans l'est et les Pyrénées, irrégulièrement répandue et souvent rare dans une grande partie de la France, absente en Bretagne, dans le Centre-Ouest et la région méditerranéenne.

En Auvergne *Veronica spicata* se rencontre principalement sur les coteaux de la Limagne, elle est rare dans le Cantal, représentée dans quelques localités de la moitié nord de l'Aveyron (Puy de Volf, région de Rodez et de Villefranche), très rare dans le Lot (quelques stations dans l'est et le sud-est du département). La localité de Bettu est la seule en Limousin. La Véronique abonde dans la pelouse à Fétuque, sur un sol nettement plus argileux et compact que celui de ses stations habituelles. La morphologie correspond au type moyen de l'espèce.

Anthemis cretica L. subsp. *saxatilis* (DC.) Fernandez [= *A. montana* subsp. *saxatilis* (DC.) Rouy]

Endémique du midi et du centre de la France, submontagnarde, calcifuge, appartenant à une espèce montagnarde subméditerranéenne. Observée par Virot à Bettu (1976, *comm. verb.*), nous ne l'avons pas retrouvée. Non signalée jusqu'à présent en Limousin. Les stations les plus proches se situent dans le Cantal, bassin de Mons (Chassagne, 1957).

d — *Allium ericetorum* Thore [= *A. ochroleucum* Waldst. et Kit.]

Géophyte, méso-hygrophile, indifférente des landes, rocailles et taillis humides. Dans une précédente note (Brunerye, 1977) nous avons discuté de la taxonomie de cette plante et montré l'identité spécifique entre *A. ericetorum* Thore et *A. ochroleucum* Waldst. et Kit. *A. ericetorum*, sous sa forme à fleurs jaunâtres, est disséminé en bordure occidentale du Massif Central, dans une demi-douzaine de stations, celles du Limousin se trouvant sur serpentine : La Flotte, près Magnac-Bourg, et Reygade. Ces localités dont les plus orientales se situent dans le Cantal et dans l'Aveyron, constituent la limite est de l'aire atlantique de l'espèce. Un hiatus de plusieurs centaines de kilomètres les séparent des stations les plus proches de l'aire centre-sud européenne, dans l'Apennin ligure et près du lac de Garde. Il est donc très difficile de rattacher cet *Allium* à un élément phytogéographique, la répartition actuelle de cette plante restant présentement inexplicable.

Le type d'habitat observé à Reygade (pelouse enrochée à Fétuque) se retrouve dans les Pyrénées et dans toute l'aire centre-européenne. Il s'oppose à l'habitat atlantique (landes, prairies, taillis humides) des plaines de l'ouest de la France. Ce dernier est représenté, notons-le, sur les serpentines de Magnac-Bourg où l'*Allium* croît préférentiellement dans le pré-lande frais à *Molinia caerulea* et *Erica tetralix*. Ceci confirme l'absence de corrélation entre les conditions écologiques et la couleur de la fleur.

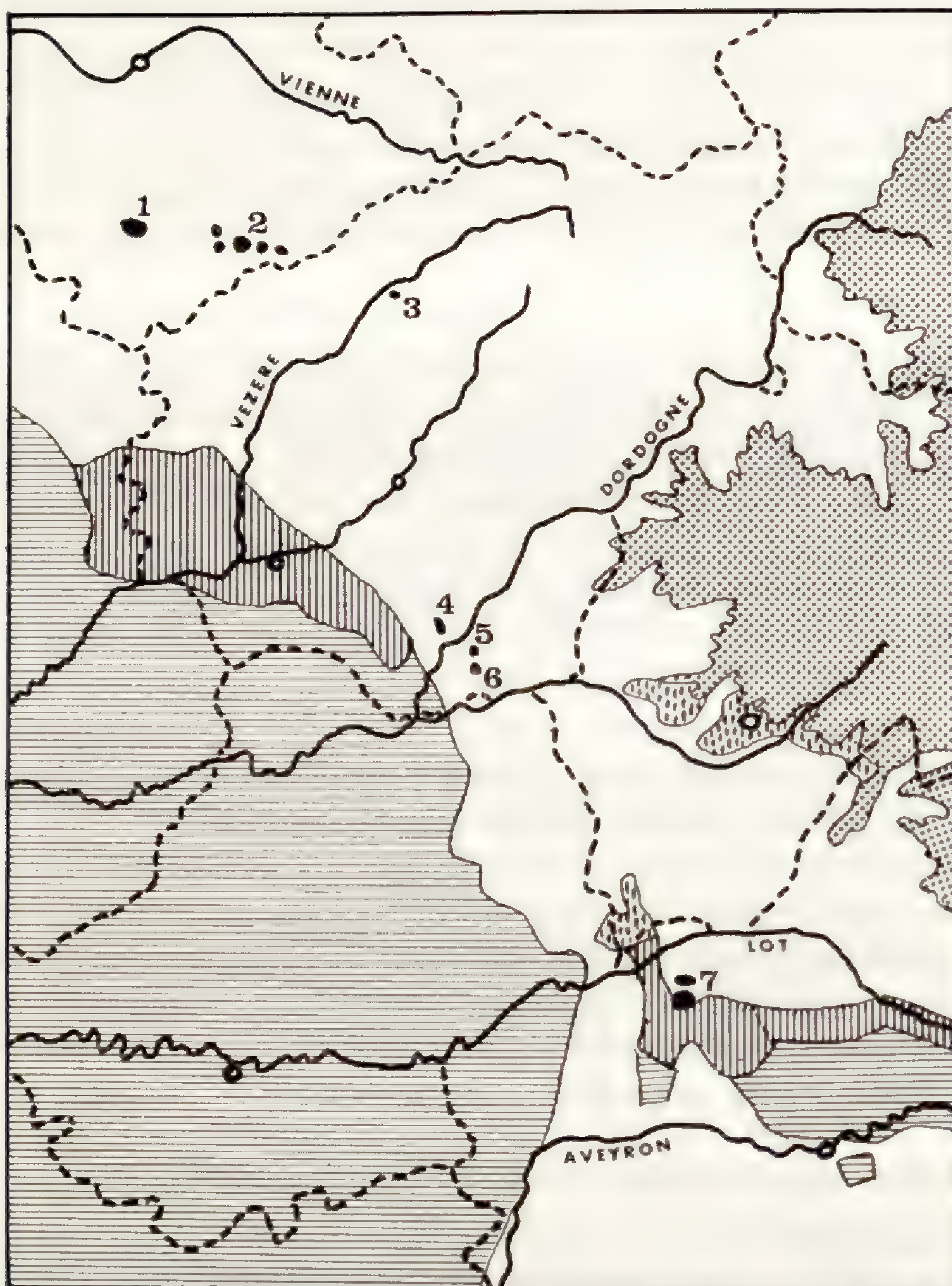
2. Espèces isolées sur serpentine pour des raisons écologiques

a — Espèces basophiles

Ces plantes, qualifiées généralement de calcicoles, sont absentes des terrains granitiques et gneissiques du Limousin. Leur isolement sur serpentine, lié à la nature du sous-sol, sera beaucoup plus important en Haute-Vienne que dans le sud de la Corrèze et en Aveyron, où les terrains sédimentaires calcaires sont proches (cf. carte 1). Ces espèces, qui peuvent prospérer sur les sols serpentiniques très pauvres en calcium, ne sont pas de véritables calcicoles.

Festuca lemanii Bastard [= *F. trachyphylla* auct. p.p. = *F. longifolia* Thuill. p.p. = *F. duriuscula* auct. p.p.]

Thermophile, basophile préférente des rochers et coteaux secs, largement répandue en Europe occidentale, cette Fétuque évite les terrains frais granitiques ou gneissiques du Limousin. Elle se trouve isolée sur les serpentines où, par son abondance, sa taille parfois spectaculaire (crevasses des rochers), sa couleur glauque, elle constitue un élément prépondérant du paysage végétal. Présente en Haute-Vienne (La Roche-l'Abeille et Magnac-Bourg) et en Aveyron (Puy de Volf), *Festuca lemanii* est un excellent indicateur des moindres affleurements de serpentine dans la région de Brivezac et de Mercœur en Corrèze. Elle semble absente au Plantadis.



Carte 1. — Localisation des affleurements de serpentine sur la bordure ouest du Massif Central. Carte géologique schématique.

En blanc : granite et terrains cristallophylliens. Pointillé : terrains volcaniques. Hachures verticales : dépôts paléozoïques. Hachures horizontales : sédiments post-paléozoïques. Tirets verticaux : bassins tertiaires d'Aurillac et de Maurs. — Affleurements de serpentine : 1, La Roche-l'Abeille ; 2, alignement de Magnac-Bourg ; 3, Le Plantadis ; 4, Bettu ; 5, Reygade ; 6, Causinil ; 7, Puy de Volf.

Filipendula vulgaris Moench. [= *F. hexapetala* Gilib.]

Cette espèce constitue l'un des meilleurs exemples de basophile serpentinophyte. Totalement absente des terrains granitiques et gneissiques, elle ne manque sur aucun affleurement important de serpentine en Haute-Vienne, Corrèze et Aveyron, où elle caractérise la prairie à Brachypode et la lande herbeuse à *Erica cinerea*.

Le Gendre (1919) a cité de La Roche-l'Abeille une variété *minima* de 6-12 cm ; nous ne l'avons jamais remarquée, il s'agit certainement d'une forme de souffrance.

Hippocrepis comosa L.

Espèce basophile, moins régulièrement répandue sur serpentine que la précédente : en Haute-Vienne, présente à Magnac-Bourg, absente à La Roche-l'Abeille. En Corrèze, présente à Causinil et Reygade, absente à Bettu. Présente au Puy de Volf.

Koeleria Vallesiana (All.) Berthol. [= *K. vallesiaca* Gaud. = *K. setacea* Pers.]

Présente sur les serpentines de Haute-Vienne et du Puy de Volf, se rencontre en Corrèze à Causinil et à Reygade dans la pelouse à Fétuque, absente à Bettu. Assez répandue sur les calcaires du bassin de Brive (Larche, Chasteaux, Turenne, Noailles) et dans le Lot.

Trinia glauca (L.) Dumort.

Espèce nettement basophile, pouvant se rencontrer sur calcaire ou sur terrain volcanique (Auvergne), elle est assez abondante sur la serpentine de Reygade parmi les rochers et dans la pelouse à Fétuque. Une seule autre station existerait en Limousin selon une mention de Le Gendre (1922) signalant *Trinia glauca* à Clairavaux (Creuse), d'après Redon, mais cette indication est fort douteuse (Lugagne, *in litt.*). *Trinia glauca* se retrouve sur la serpentine du Puy de Volf, ainsi que sur les calcaires du Lot et de l'Aveyron.

Trifolium rubens L.

Cette espèce, fréquente sur les calcaires de la région de Brive, est répandue, en bordure des chemins, sur les talus enrochés de la serpentine de Bettu. Probablement subspontanée, elle semble absente des autres affleurements de serpentine tant en Corrèze qu'en Haute-Vienne et Aveyron.

Scilla autumnalis L.

Méditerranéo-subatlantique, préférant le calcaire et les terrains volcaniques. Très rare dans le Limousin granitique et métamorphique : quelques stations en Creuse et en Haute-Vienne où elle est absente sur serpentine. En Corrèze n'était signalée que sur calcaire, dans le Pays de Brive. Très abondante dans les pelouses à Fétuque des serpentines de Bettu, Reygade et Causinil, on la trouve également au Puy de Volf.

Carex Hostiana DC. [= *C. Hornschuchiana* Hoppe = *C. fulva* auct.]

Cette plante des marais neutro-alcalins, rare en Limousin sauf à l'extrême nord-ouest (Nontron, Rochechouart, Confolens), est par contre assez constante dans les prairies des terrains serpentineux (La Roche-l'Abeille, Bettu, Puy de Volf).

b — Espèces hélio-xérophiles

Un certain nombre d'espèces hélio-xérophiles ou thermophiles, indifférentes à la composition chimique du sol, très rares ou absentes dans une grande partie du Limousin, se rencontrent, parfois en abondance, sur les affleurements de serpentine. Ces derniers leur offrent des surfaces nues, très ensoleillées, et temporairement desséchées, biotope rare dans le Limousin humide.

Armeria plantaginea (All.) Willd.

Subatlantique des coteaux sableux, cette espèce très rare en Limousin, signalée par Rupin (1885) à « Ussel, coteaux arides (Fr. Georges) », n'est indiquée par Le Gendre (1922) que sur les serpentines de Haute-Vienne. Puel (1852) la signale comme à rechercher dans le Lot, Desmoulins (1840) ne la cite pas en Dordogne. Plus répandue dans l'Aveyron, on la rencontre sur les roches serpentineuses de Ferragut et du Puy de Volf (Bras, 1877). Nous l'avons observée en abondance à Bettu, Causinil et Reygade, sur les replats des rochers et dans la pelouse à Fétuque.

Les exemplaires des serpentines de Haute-Vienne furent considérés par Le Gendre (1919) comme une variété particulière : *Armeria sabulosa* Jordan *ex* Boreau var. *serpentini* Le Gendre. Ces plantes, de même que celles des serpentines de Corrèze, sont en effet souvent grêles : scape de 20-25 cm, capitules de 1,5-1,8 cm de diamètre, feuilles de 5,8 × 0,4-0,5 cm. Cependant, les populations hétérogènes renferment des exemplaires correspondant à la morphologie moyenne de l'espèce. Selon P. Donadille, spécialiste du genre *Armeria*, à qui nous avons soumis nos échantillons : « La variabilité des caractères morphologiques... d'*Armeria plantaginea* sur serpentine n'est pas plus forte ni de nature différente de celle que l'on observe dans les populations localisées sur d'autres substrats. »

Silene armeria L.

Cette espèce sub-méditerranéenne s.l., fréquemment cultivée, atteint en France, vers le nord, le val de Loire. L'aire spontanée est difficile à préciser. En Limousin toutes les stations signalées par Rupin (1885), Le Gendre (1922) et Pailloux (1843), peu nombreuses et instables, semblent d'origine humaine. Il en est de même dans le Lot (Puel, 1852).

Abondant sur les serpentines de Bettu et de Causinil (pelouse à Fétuque, replats et crevasses humiques des rochers), *Silene armeria* y est probablement spontané. Absente des serpentines de Haute-Vienne, l'espèce se retrouve sur celles de l'Aveyron, département où elle est assez répandue.

Une variété *serpentini* G. Beck a été décrite en région méditerranéenne, mais notre plante se rattache au type moyen de l'espèce.

Plantago maritima L.

Assez abondant localement dans la pelouse à Fétuque sur les serpentines de Bettu et de Causinil, ce plantain était anciennement signalé en Corrèze (Lamotte, 1881) sur les calcaires marneux à Branceilles près de Meyssac, station récemment retrouvée par R. Maisonneuve. Ces trois localités sont les seules actuellement connues en Limousin. L'espèce y présente la morphologie de *Plantago maritima* s.s. à bractées aiguës mais non acuminées ; elle ne correspond pas au var. *serpentina* (All.) Pilger [= *Plantago serpentina* All.].

L'espèce s.l. est assez commune dans le Puy-de-Dôme (sources minérales), rare dans le Cantal, assez commune en Aveyron mais absente au Puy de Volf, locale dans le Lot.

Polygonum rurivagum Jordan *ex* Boreau [= *P. bellardi* All.] *non P. bellardi* auct. [= *P. patulum* Bieb.]

Cette thérophyte des cultures ou des terrains sablonneux caractérise, sur les serpentines de Corrèze, les parties les plus dénudées de la pelouse à *Agrostis canina.* Elle croît préférentiellement dans les petites dépressions abritant des flaques temporaires. Les années sèches, sur un sol craquelé, la plante ne dépasse pas 5-10 cm de hauteur. Les années humides (1977), elle atteint 25 cm, supportant une immersion partielle : seule l'extrémité fleurie des rameaux en candélabre émerge des trous d'eau (fig. 1).

Ce *Polygonum* ne manque sur aucun affleurement de serpentine en Corrèze. Signalé par Le Gendre (1919), nous ne l'avons pas observé sur les serpentines de Haute-Vienne, ni ailleurs en Limousin.

Polygala vulgaris L. subsp. *oxyptera* (Reichenb.) Lange

Polygala vulgaris, espèce très polymorphe, a donné lieu à la description d'un grand nombre de variétés, souvent même avec le rang d'espèce. Les formes prostrées sont particulièrement nombreuses, une douzaine de taxons ayant été distingués en France. En fait ces derniers semblent pouvoir être regroupés dans la sous-espèce *oxyptera* (Reich.) Lange, caractérisée par ses tiges couchées-ascendantes à feuilles étroitement lancéolées ou lancéolées-linéaires, ses fleurs à ailes ovales ou ovales-lancéolées de 4-6 mm, plus longues et plus étroites que la capsule, le lobe inférieur de la corolle étant divisé en 10-13 franges (14-21 chez *P. vulgaris* ssp. *vulgaris*). L'habitat de cette sous-espèce est hélio-xérophile.

Dans les pelouses sèches à Fétuque et à *Agrostis* des serpentines de Corrèze croît en abondance un *Polygala* correspondant à *P. saltelis* Le Grand *in* Rouy du Puy de Volf où nous avons pu également l'observer. Cette plante diffère de la sous-espèce *oxyptera* uniquement par les ailes des fleurs aussi larges que la capsule, ce qui nous semble bien insuffisant pour justifier l'existence d'un taxon particulier.

Polygala vulgaris subsp. *oxyptera* a été signalé à La Roche-l'Abeille (Le Gendre), et çà et là en Limousin (Le Gendre, 1919 ; Pailloux, 1843 ; Rupin, 1885).

Quelques autres espèces hélio-xérophiles, non observées sur les serpentines de Corrèze, ont été indiquées comme serpentinophytes locales en Haute-Vienne et en Aveyron :

Minuartia hybrida (Vill.) Schischkin [= *M. tenuifolia* (L.) Hiern.] serait isolé sur les serpentines de La Roche-l'Abeille (Le Gendre, 1919) ; il se trouve dans le bassin de Brive sur calcaire.

Dianthus monspessulanus L. est considéré par Duvigneaud (1966) comme serpentinophyte locale, caractéristique d'une association des serpentines de Haute-Vienne. Cette espèce, malgré sa relative fréquence dans le sud de la Corrèze, n'y a pas été observée sur serpentine.

Anthericum liliago L., *Carduus nigrescens* Vill. [= *C. spiniger* Jord.] et *Cytisus purgans* (L.) Boiss., sont indiqués par Duvigneaud (1966) comme serpentinophytes locaux possibles au Puy de Volf. Leur isolement semble toutefois peu accentué.

Serpentinophytes préférentes

Caryophyllacées

Scleranthus perennis L., peu commun en Corrèze, est très abondant sur la serpentine dans les pelouses à Fétuque et à *Agrostis*. Certaines années il peut couvrir une grande partie du sol.

Les Alsinées sont assez variées sur les terrains serpentineux ; la liste ci-dessous est certainement incomplète car la faible couverture végétale de la pelouse à Fétuque est très favorable aux petites espèces annuelles.

Les plantes du genre *Sagina* sont assez abondantes à Bettu où nous avons trouvé *S. apetala* Ard., *S. ciliata* Fries et *S. subulata* (Swartz) C. Presl. Nous n'y avons, par contre, pas encore remarqué *S. lamyi* Schultz, ni *S. procumbens* L., signalés par Le Gendre sur les serpentines de Haute-Vienne.

Moenchia erecta (L.) P. Gaertner, B. Meyer et Scherb., assez commun à Bettu et au Plantadis, n'a pas été vu à Causinil et à Reygade. Il ne semble pas avoir été signalé sur les serpentines de Haute-Vienne et de l'Aveyron.

Sur les serpentines de Corrèze nous avons rencontré *Cerastium fontanum* Baumg. ssp. *triviale* (Link) Jolas, *C. pumilum* Curtis ssp. *pumilum* et ssp. *pallens* (F. W. Schultz) Schinz et Thell. [= *C. glutinosum* Fries]. Ces trois taxons se trouvent également sur les serpentines de Haute-Vienne où Le Gendre a, en outre, indiqué deux autres variétés ou sous-espèces de *Cerastium pumilum* : *C. petraeum* Schultz et *C. litigiosum* de Lens.

Silene gallica L., plante à éclipses, abonde certaines années dans la pelouse à Fétuque de Bettu et de Toutou. Non signalée ailleurs sur serpentine, elle est assez rare dans le sud de la Corrèze, très rare ou absente dans le reste du Limousin.

Crucifères

Rorippa pyrenaica (Lam.) Reichenb., pratiquement présent sur tous les affleurements de serpentine de l'ouest du Massif Central, est surtout caractéristique, sous une forme très réduite (hauteur 5 cm), des cuvettes temporairement inondées dans la pelouse à *Agrostis*, où il voisine avec *Scleranthus perennis* et *Polygonum rurivagum*.

Crassulacées

Sedum reflexum L., constant et très abondant sur les rochers de serpentine, a été rapporté par Le Gendre (1919) à *S. albescens* Haw. Duvigneaud (1966) le considère comme « variété spéciale » de *S. reflexum*, sans précision. A l'examen, cette plante, tant par son port que dans sa morphologie, se maintient dans les variations habituelles de l'espèce. Les feuilles peuvent être vertes ou glauques selon l'exposition ou l'humidité du sol. Les fleurs sont toujours jaune vif ce qui exclut *S. reflexum* ssp. *albescens*.

Sedum telephium L. ssp. *telephium*, assez fréquent sur les rochers des affleurements de Magnac-Bourg où son aspect est trapu et sa coloration rougeâtre, a été considéré par

Le Gendre (1919) comme une serpentinophyte locale. Assez commun en Corrèze sous sa morphologie habituelle dans les sous-bois humides, il y est par contre absent sur serpentine.

Papilionacées

Genista anglica L., commun dans les landes humides du Limousin est très irrégulièrement réparti sur serpentine. Présent à La Roche-l'Abeille et Magnac-Bourg, nous ne l'avons pas observé à Bettu. Très abondant à Causinil et à Reygade il transforme localement en lande la pelouse à Fétuque. Cette espèce ne semble pas avoir été signalée au Puy de Volf.

Linacées

Plusieurs Lins, espèces thermophiles et plutôt calcicoles, sont assez abondants à Bettu sur la serpentine : *Linum catharticum* L. (également abondant à Causinil), *L. bienne* Miller [= *L. angustifolium* Hudson], *L. gallicum* L. observé en 1976 par R. Maisonneuve. Ces espèces sont rares ou absentes sur les terrains environnants. *Radiola linoides* Roth. est très abondant au Plantadis et rare à Bettu dans les dépressions de la pelouse à *Agrostis*.

Euphorbiacées

Euphorbia cyparissias L. abonde à Bettu sur les talus et, çà et là, dans la pelouse à Fétuque. Cette calcicole se cantonne strictement sur la serpentine et manque sur les terrains siliceux environnants.

Hypericacées

Hypericum montanum L., espèce plutôt calcicole, se rencontre assez régulièrement sur les serpentines de Corrèze (Bettu, Causinil) et de Haute-Vienne (Magnac-Bourg) dans la lande herbeuse ou dans les broussailles au milieu des chaos rocheux. On peut considérer cette espèce comme une serpentinophyte préférente locale.

Violacées

Viola hirta L. possède la même répartition sur serpentine et suscite les mêmes remarques.

Ombellifères

Pimpinella saxifraga L. var. *seselifolia* Rouy et Camus [= var. *dissectifolia* Koch] est constant et abondant sur tous les affleurements de serpentine du Limousin, dans la pelouse à Fétuque, la prairie à Brachypode ou la lande herbeuse. Le Gendre considère cette plante comme spéciale aux terrains de serpentine pour la Haute-Vienne. Elle est pourtant fréquente dans une grande partie de la Corrèze et ne se distingue, sur les affleurements de serpentine, que par sa particulière abondance.

Primulacées

Anagallis minima (L.) E. H. L. Krause [= *Centunculus minimus* L.], espèce du Cicendietum qui semble très rare en Corrèze, était abondante en 1977 sur la serpentine du Plantadis, dans la pelouse à *Agrostis*.

Asclépadiacées

Vincetoxicum hirundinaria Medicus [= *V. officinale* Moench] est à peu près constant sur les affleurements de serpentine (prairie à Brachypode). Rare dans le Limousin granitique, il est cependant assez répandu sur tous les terrains dans le sud de la Corrèze.

Rubiacées

Galium verum L., espèce généralement banale, n'est répandu que dans les parties basses du Limousin (nord-ouest de la Haute-Vienne, sud de la Corrèze), demeurant fort rare dans le reste de la région. Il se comporte comme une serpentinophyte préférente à Magnac-Bourg, Bettu et surtout au Plantadis, où, avec *Brachypodium pinnatum*, il est l'un des meilleurs indicateurs des limites de l'affleurement de serpentine.

Labiées

Nous ignorons ce qu'est *Thymus serpyllum* var. *serpentini* Le Gendre, 1919. Tous les exemplaires récoltés sur serpentine en Limousin se rapportent à *Thymus polytrichus* Kerner ex Borbas subsp. *arcticus* (Durand) Jalas [= *T. Drucei* Ronniger]. Très abondant sur tous les affleurements (replats rocheux et pelouse à Fétuque), cette espèce est vicariante de *Thymus pulegioides* L., plante largement répandue dans toute la partie granitique du Limousin.

Scrofulariacées

Euphrasia stricta D. Wolff ex J. F. Lehm., abondant et constant dans la pelouse à Fétuque des serpentines de Corrèze, ne peut être considéré comme caractéristique vu sa fréquence dans les landes granitiques.

Odontites verna (Bellardi) Dumort. subsp. *serotina* (Dumort.) Corb. est, par contre, caractéristique de la pelouse à Fétuque de Causinil et de Reygade par son extrême abondance, d'autant plus remarquable que cette espèce semble absente des autres affleurements de serpentine.

Composées

Les *Hieracium* des serpentines de Corrèze, déterminés par B. de Retz, se rapportent aux taxons suivants : *Hieracium pilosella* L. subsp. *microcephaloides* Zahn, à Causinil ; subsp. *angustius* Naeg. et Peter, à Causinil ; subsp. *trichosoma* Naeg. et Peter, à Bettu, rare ; *H. pachylodes* Naeg. et Peter subsp. *pachylodes* (à confirmer), à Bettu, rare. Toutes

ces plantes croissent dans la pelouse à Fétuque. Nous n'avons pas observé de *Hieracium* à Reygade.

Leontodon taraxacoides (Vill.) Mérat subsp. *taraxacoides* [= *Thrincia hirta* Roth] est très abondant sur tous les affleurements de serpentine, dans les pelouses à Fétuque et à *Agrostis*. Le Gendre indique pour les serpentines de Haute-Vienne la morphologie particulière suivante : « forme rameuse, tiges nombreuses, anthodes petits ». Nous n'avons pas remarqué une fréquence particulière des deux premiers caractères. La morphologie de ce taxon sur serpentine ne mérite, à notre avis, en dehors de sa petite taille, aucune mention spéciale.

Liliacées

Allium sphaerocephalum L. est abondant sur presque tous les affleurements de serpentine (replats des rochers, pelouse à Fétuque). Cette espèce plutôt calcicole, rare ou absente dans le Limousin granitique, fait figure de serpentinophyte préférente régionale.

Graminées

Brachypodium pinnatum (L.) Beauv. montre sur les affleurements de serpentine une abondance beaucoup plus grande que sur les terrains granitiques. Cela est particulièrement spectaculaire au Plantadis où la prairie à Brachypode s'arrête à la limite de la serpentine, cette graminée étant absente de toute la région environnante.

Mibora minima (L.) Desv., abondante sur les serpentines de Haute-Vienne, est très rare ailleurs en Limousin. Nous ne l'avons jamais observée en Corrèze, même sur serpentine.

Serpentinomorphoses

Le problème d'*Achillea serpentini*

En 1897 Coste et Soulié décrivent de la serpentine du Puy de Volf (Aveyron) un *Achillea serpentini* avec la diagnose suivante :

« Plante basse (1-3 cm), grêle dans toutes ses parties, croissant par pieds isolés. Souche mince, très oblique ou presque horizontale, rampante. Tige arquée à la base puis dressée, effilée, pubescente, souvent rougeâtre, peu feuillée. Feuilles très étroites, 4-5 cm, linéaires, pubescentes-laineuses à la base, les inférieures pétiolées, subpennatiséquées et cotonneuses. Fleurs d'un beau rose ou d'un blanc rosé, jamais blanc pur, en capitules ovoïdes, pubescents-blanchâtres ainsi que les pédicelles, disposés en petits corymbes serrés ou un peu lâches. »

Nous avons récolté en 1975, sur la serpentine de Bettu, un exemplaire d'Achillée correspondant exactement à cette description (fig. 2). Ultérieurement nous avons observé de nombreux individus très voisins, mais à fleurs blanches, sur les serpentines de Haute-Vienne (La Roche-l'Abeille et Magnac-Bourg).

Achillea serpentini a été généralement classée comme une variété d'*A. millefolium*, souvent placée au voisinage d'*A. setacea* Waldst. et Kit. ou même à l'intérieur de celle-ci considérée comme sous-espèce d'*A. millefolium*.



Fig. 2. — *A gauche* : *Achillea millefolium* accomodat *serpentini*, serpentine de Bettu. — *A droite* : détail du limbe d'une feuille caulinaire médiane ; en bas chez *A. millefolium* acc. *serpentini* ; au milieu chez *A. setacea* ; en haut chez *A. millefolium* de morphologie banale.

L'étude critique des Flores et l'examen de l'Herbier du MNHN (Paris) nous a amené à constater que :

— *A. setacea* est une espèce d'Europe centrale et orientale probablement absente de France (cf. JOVET et DE VILMORIN, 1975, Flora Europaea, 1976), caractérisée par ses feuilles finement tripennatiséquées, lancéolées-linéaires.

— Des *Achillea* identiques à nos individus des serpentines du Limousin ont été récoltés çà et là dans une grande partie de la France : départements de la Loire, Charente-Maritime, Gers, Lozère, Hautes-Alpes, Région parisienne. La plupart de ces exemplaires sont étiquetés ou même furent distribués en exsiccatas sous le nom d' « *Achillea setacea* ». Le sol des stations varie mais semble toujours aride au moins une partie de l'année : coteaux, grèves sableuses. *A. millefolium* var. *candicans* Le Gall des coteaux maritimes du littoral atlantique est morphologiquement très voisin. Toutes ces plantes répondent à la description suivante :

— Taille généralement réduite (15-30 cm) mais pouvant atteindre 40 et même 50 cm.

— Tige grêle, courbée-ascendante à la base puis dressée, raide, plus ou moins densément pubescente et rougeâtre, simple.

— Feuilles radicales étroites, lancéolées sublinéaires, de 5-10 × 0,3-0,4 cm, soyeuses-laineuses à la base, à limbe régulièrement lancéolé-linéaire, 2 fois pennatiséqué. Rachis d'environ 0,8 mm de largeur, à peine ailé, non denté. Divisions primaires de 2-2,5 mm insérées perpendiculairement au rachis, subtriangulaires, presque aussi larges que longues, non pétiolulées, embrassantes, pliées sur elles-mêmes en segments arqués ; lobes ultimes ovales, épais-charnus, présentant un mucron cartilagineux.

— Corymbe dense de (2,5) 3-5 (8) cm.

— Capitules à involucre de 3,4 × 2,5-3,5 mm et ligules blanches, parfois roses.

Il est parfaitement compréhensible que de nombreux botanistes aient considéré cette Achillée comme un taxon particulier, différant de l'*Achillea millefolium* typique. On explique aisément la confusion de cette plante avec *Achillea setacea* si l'on considère que le port général en est le même et que les flores donnent toujours la gracilité des feuilles comme caractère principal d'*A. setacea* sans préciser la morphologie particulière des lobes foliaires.

Les exemplaires intermédiaires entre cet « *A. serpentini* » et l'*A. millefolium* s.s. ne sont pas rares sur les serpentines de Haute-Vienne. Nous en avons également observé parmi les nombreux individus de l'Herbier du MNHN (Paris) provenant des grèves de la Loire à Veauche et Veauchette (Loire). De tels exemplaires présentant un mélange de caractères pouvaient facilement être considérés comme des hybrides, vu leur présence parmi des populations caractéristiques des deux « parents » supposés. Cependant l'abondance des individus de transition nous a amené à effectuer une culture de l' « *Achillea serpentini* » de Haute-Vienne sur sol riche. Très rapidement les exemplaires acquirent une morphologie beaucoup plus robuste à peine discernable de celle d'*Achillea millefolium* s.s.

Il faut donc conclure que *Achillea serpentini* Coste et Soulié, de même que l' « *Achillea setacea* » des exciccatas français, ne sont que des formes de résistance d'*Achillea millefolium* sur stations arides ou temporairement arides. Il y a de grandes probabilités pour que la variété *candicans* Le Gall, des coteaux maritimes, soit une morphose semblable. Sur les serpentines du Limousin, la morphose *serpentini* est caractéristique des groupements à Fétuque glauque (replats des rochers et pelouses) ; elle est très rare en Corrèze mais fréquente en Haute-Vienne. Dans la prairie à Brachypode on ne rencontre que la forme typique

d'*Achillea millefolium* ; des exemplaires intermédiaires croissent à la limite des deux groupements.

Outre l' « *Achillea serpentini* » où la morphose prend un aspect réellement très particulier, plusieurs espèces présentent sur serpentine des formes rabougries, plus ou moins prostrées et hirsutes. Ces adaptations classiques à un habitat ouvert et temporairement très sec sur sol pauvre, ont été souvent notées et parfois nommées comme « serpentinophytes » :

— *Sanguisorba serpentini* Coste et Puech (in Coste et Soulié, 1897), forme grêle de *S. officinalis*, décrite du Puy de Volf, présente sur les serpentines de Haute-Vienne avec tous les intermédiaires par rapport au type (absente de Corrèze) ;
— *Asplenium septentrionale* var. *nana* Le Gendre, 1919 ;
— *Ranunculus rectus* var. *parvula* Lamy (*in* Le Gendre, 1919), forme rabougrie de *R. acris* ;
— *Spergularia rubra* var. *serpentini* Le Gendre, 1919 ;
— *Plantago lanceolata*, formes naines, plus ou moins hirsutes, pauciflores ;
— *Lotus corniculatus*, formes rabougries, prostrées, à fleurs rouges en dehors ;
— diverses graminées (*Holcus mollis*, *Vulpia bromoides*, *Bromus mollis*...), naines, et à inflorescence parfois réduite à un ou deux épillets.

CONCLUSION

La végétation des serpentines de Corrèze est bien plus proche de celle des affleurements de Magnac-Bourg et de La Roche-l'Abeille que de celle du Puy de Volf. Une bonne correspondance existe entre les groupements végétaux de Corrèze et ceux de Haute-Vienne. Toutefois en Corrèze seuls les groupements rupestres et herbacés secs sont à la fois caractéristiques et bien représentés ; ceci est dû à la faible superficie des affleurements et à leur relief très accidenté, le sol des fonds humides bénéficiant d'apports exogènes.

Une comparaison portant sur 80 espèces formant le fond de la végétation des serpentines de Corrèze aboutit aux résultats suivants (tabl. I) :

— espèces communes aux serpentines de Haute-Vienne, Corrèze et au Puy de Volf : 29 ;

— espèces communes aux serpentines de Haute-Vienne et de Corrèze, absentes au Puy de Volf : 31 (dont deux serpentinophytes locales *Sesamoides canescens* ssp. *canescens* et *Allium ericetorum*) ;

— espèces communes aux serpentines de Corrèze et au Puy de Volf : 9 (dont une serpentinophyte locale, *Potentilla heptaphylla*, et trois méridionales thermophiles, *Silene armeria*, *Trinia glauca*, *Scilla autumnalis*) ;

— espèces communes aux serpentines de Haute-Vienne et au Puy de Volf, absentes sur celles de Corrèze : aucune ;

— espèces présentes sur les serpentines de Corrèze, semblant absentes sur celles de Haute-Vienne et du Puy de Volf : une douzaine (dont cinq serpentinophytes locales : *Plantago maritima*, *Euphorbia flavicoma* s.s., *Trifolium montanum*, *Veronica spicata*, *Ophioglossum vulgatum*).

Le milieu serpentinique, de par la composition chimique du sol, exclut bon nombre d'espèces qui ne peuvent s'y développer normalement. Cette place vide peut être occupée par d'autres espèces plus tolérantes mais parfois éliminées par la concurrence vitale sur les terrains environnants. La végétation se caractérise classiquement par :

— le mélange d'espèces acidophiles et basophiles, ces deux notions se trouvant perturbées par la composition ionique du sol, très pauvre, en particulier en Ca^{++} ;

— la présence d'espèces en disjonction d'aire, les sites serpentiniques servant de station refuge ;

— l'existence de serpentinophytes s.s., espèces ou variétés ne croissant que sur serpentine ;

Ayant passé en revue tous les taxons pouvant se placer dans l'un de ces trois groupes, nous constatons que les serpentines du Limousin sont particulièrement pauvres en serpentinophytes s.s. : deux espèces à large répartition, aucun endémique. Le Puy de Volf, dans l'Aveyron, serait un peu plus riche avec deux endémiques probables. La plupart des nombreux taxons décrits antérieurement comme serpentinophytes, soit du Puy de Volf, soit de Haute-Vienne, se sont révélés, ou bien à peine discernables du type moyen de l'espèce, ou bien correspondant à des morphoses identiques à celles qui peuvent se rencontrer sur d'autres sols pauvres, sables ou coteaux arides par exemple.

Il nous semble que le caractère serpentinophyte local d'un bon nombre d'espèces en Limousin soit lié moins à la composition chimique du sol, qu'à ses propriétés physiques et au microclimat. Dans cette région humide à sol soit bien drainé, soit toujours saturé d'eau, les pelouses sur serpentines offrent des conditions écologiques exceptionnelles avec leur sol compact, ruisselant d'eau en période humide, désséchées et arides en été. Ces conditions expliquent l'abondance relative des thermophiles, des géophytes et des thérophytes. Elles influencent également la morphologie de nombreuses formes de résistance que l'on aurait tort de qualifier de « serpentinomorphoses ».

Le rôle de station refuge est, enfin, remarquable : neuf espèces nouvelles pour le département ont été découvertes ces dernières années sur les serpentines de Corrèze. Comme elles appartiennent à des ensembles phytogéographiques différents, leur rencontre tout à fait exceptionnelle aboutit à la constitution de groupements végétaux très particuliers : ainsi les rochers à *Potentilla heptaphylla*, *Sesamoides canescens*, *Cheilanthes maranthae* à Reygade, la pelouse à *Euphorbia flavicoma*, *Potentilla heptaphylla*, et *Allium ericetorum* à Bettu. Ces mélanges floristiques constituent certainement l'intérêt majeur des serpentines de Corrèze.

Tableau I. — Répartition des espèces végétales sur les affleurements de serpentine de Corrèze.

Les affleurements de La Roche-l'Abeille, Magnac-Bourg, et du Puy de Volf sont ajoutés à titre comparatif. L'indication des groupements végétaux (lettres correspondant aux paragraphes du texte) ne concerne que la Corrèze. Les espèces banales présentes sur seulement un ou deux affleurements de Corrèze ne sont pas mentionnées.

Espèces	Groupements végétaux (de Corrèze)	La Roche-l'Abeille	Magnac-Bourg	Le Plantadis	Bettu	Reygade	Causinil	Puy de Volf
Asplenium cuneifolium	B	a.	t.a.	a.	a.	a.	a.	+
Cheilanthes maranthae	B	r.	+		a.	a.	t.a.	a.
Asplenium trichomanes	B	+	a.	a.	+	+	+	+
Asplenium septentrionale	B		r.			r.	r.	
Sedum reflexum	C	a.	t.a.		a.	a.	a.	a.
Sesamoides canescens ssp. *canescens*	C	r.				+		
Silene vulgaris ssp. *vulgaris*	C	+	+		r.	r.		+
Thymus polytrichus ssp. *arcticus*	C-D	a.	a.	a.	a.	a.	a.	a.
Silene armeria	C-D1				a.		+	+
Allium sphaerocephalum	C-D1	+			+	+	+	+
Euphorbia flavicoma	C-D1-F				a.	t.r		
Dianthus carthusianorum	C-D1				+		t.a.	+
Trinia glauca	C-D1					+		+
Festuca lemanii	C-D1	t.a.	t.a.	?	t.a.	t.a.	t.a.	t.a.
Festuca ophiolitica	D1	?	+	a.	?	?	?	?
Koeleria vallesiana	D1	+	+			+	+	+
Potentilla heptaphylla	C-D1-I			+	a.	+	t.a.	+
Armeria plantaginea	C-D1	a.	+		a.	a.	a.	+
Scilla autumnalis	D1				a.	a.	a.	+
Allium ericetorum	D1		a.			+		
Plantago maritima	D1				+		+	
Silene gallica	D1				+			
Trifolium montanum	D1-E				+			
Veronica spicata	D1				a.			+
Achillea millefolium acc. « *serpentini* »	D1	+	+		t.r.			+
Juniperus communis	D-E-H-I		+		+	+	+	+
Briza media	D1-E	+	+		+	+		+
Carex caryophyllea	D1	+	+	+	+	+	+	
Carlina vulgaris	D1				+	+	+	
Centaurea debeauxii ssp. *nemoralis*	D1-G	+			a.	a.	a.	?
Centaurea nigra ssp. *nigra*	D1					+		

TABLEAU I (suite).

ESPÈCES	GROUPEMENTS VÉGÉTAUX (de Corrèze)	LA ROCHE-L'ABEILLE	MAGNAC-BOURG	LE PLANTADIS	BETTU	REYGADE	CAUSINIL	PUY DE VOLF
Centaurium erythraea	D1				+	+		+
Genista anglica	D1	+	+			t.a.	t.a.	
Hippocrepis comosa	D1-E		+			+	+	+
Linum catharticum	D1				a.		a.	
Lotus corniculatus	D1-E	a.	a.	a.	a.	a.	a.	a.
Odontites verna ssp. *serotina*	D1					a.	a.	
Pimpinella saxifraga var. *seselifolia*	D1-E-G	a.	a.	a.	a.	a.	a.	
Plantago lanceolata	D1	a.	a.	a.	a.	a.		a.
Scleranthus perennis	D1	a.	a.		a.	t.a.	a.	a.
Sieglingia decumbens	D1-E	+	+	+	+	+	+	+
Agrostis tenuis	D1-D2	a.	a.	a.	a.	a.	a.	a.
Aira caryophyllea	D1-D2				+		+	
Cerastium pumilum ssp. *pumilum*	D1-D2	+	+		+		+	
Cerastium pumilum ssp. *pallens*	D2			+	+			
Euphrasia stricta	D1-D2		+	+	a.	a.		
Hypericum humifusum	D1-D2	+		+	+			
Leontodon taraxacoides ssp. *taraxacoides*	D1-D2	t.a.	t.a.	t.a.	t.a.	t.a.	t.a.	t.a.
Polygala vulgaris ssp. *oxyptera*	D1-D2	+	?	+	+	+	+	+
Sagina subulata	D1-D2	+	+		r.			
Sagina apetala ssp. *erecta*	D1-D2			+	+			
Agrostis canina	D2	+	+	t.a.		+	+	
Polygonum rurivagum	D2	?	?	+	+	+	+	?
Rorippa pyrenaica	D2	+	+			+	+	+
Ophioglossum azoricum	D2						r.	
Juncus bufonius	D2			+	+		+	
Juncus lamprocarpus	D2				r.	+		+
Moenchia erecta	D2			+	+			
Anagallis minima	D2			+				
Radiola linoides	D2			+	r.			
Scirpus setaceus	D2	+	+	r.	r.			
Brachypodium pinnatum	E-F	a.	a.	a.	a.	a.	a.	a.
Filipendula vulgaris	E-F	+	a.		+	+	+	+
Genista tinctoria	E		+		+			
Polygala vulgaris	E	+	+		+	+		+
Vincetoxicum hirundinaria	E-H	+	+		+		+	+
Viola hirta	E		+		+		+	
Achillea millefolium	E	+	+		+			

Tableau I (suite et fin).

Espèces	Groupements végétaux (de Corrèze)	La Roche-l'Abeille	Magnac-Bourg	Le Plantadis	Bettu	Reygade	Causinil	Puy de Volf
Galium verum	F-(E)		+	a.	+			
Euphorbia cyparissias, Linum bienne, Ornithogalum umbellatum, Trifolium ochroleucum, T. rubens, T. patens	F				+			
Erica cinerea	G	a.	a.	a.	a.	a.	a.	
Erica scoparia	G				r.			
Genista pilosa	G		+		+	+		+
Ulex minor	G	+	+	+	+	+		
Potentilla erecta	D1-G-I	+	+		+	+		
Viola canina	G			+		+	+	
Hypericum montanum	G-H		+		+		r.	
Pteridium aquilinum	H-I	+	a.	+	+	+	a.	+
Prunus spinosa	H-I		+		+			
Frangula alnus	H-I		+		+	+		
Rhamnus catharticus	H				t.r.			
Hypericum pulchrum	H-I		+		+	+		
Viola reichenbachiana	H-I	+	+	+	+		+	
Carex demissa	J-K			+	+	+		
Carex echinata	J-K	+	+		+	+		
Carex flacca [= *C. glauca*]	D2-J	+			+			+
Carex hostiana	J	+			+			+
Carex panicea	J-K	+	+		+			
Juncus acutiflorus	J-K	+	+	+	+	+		
Molinia caerulea	J-K	+	+	+		+	+	+
Erica tetralix	K-G	+	+	+		+		

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Boreau, A., 1857. — Flore du Centre de la France. Paris. 3e éd., 2 vol.

Bras, A., 1877. — Catalogue des plantes vasculaires du département de l'Aveyron. Villefranche. xliv + 553 p.

Braun-Blanquet, J., 1923. — L'origine et le développement des Flores dans le Massif Central de la France. Paris, Zurich. 282 p.

Brunerye, L., 1977. — Au sujet de l'*Allium* des serpentines du Limousin = *Allium ochroleucum* Waldst. et Kit. = *A. ericetorum* Thore. *Actes du 102e congrès national des sociétés savantes, Limoges*, Sciences, **1** : 359-366.

Chassagne, Dr. M., 1957. — Inventaire analytique de la Flore d'Auvergne. Paris. 2 vol.

Coste, H., 1937. — Flore descriptive et illustrée de la France. Paris. 2e éd., 3 vol.

Coste, H., et J. Soulié, 1897. — 200 plantes nouvelles pour l'Aveyron. *Bull. soc. bot. Fr.*, Paris, **44**, p. lxxxvii-cxxii.

De Langhe, J. E., et coll., 1973. — Nouvelle Flore de la Belgique, du G. D. de Luxembourg et du Nord de la France. Bruxelles. xcvii + 821 p.

Desmoulins, Ch., 1840-58. — Catalogue raisonné des plantes qui croissent spontanément dans le département de la Dordogne. Bordeaux. 165 p. 3 suppléments.

Dupont, P., 1962. — La Flore atlantique européenne. Documents pour la carte des productions végétales. Toulouse. 414 p.

Duvigneaud, P., 1966. — Note sur la biogéochimie des serpentines du sud-ouest de la France. *Bull. soc. r. bot. Belg.*, **99** : 271-329.

Fournier, P., 1940. — Les quatre flores de la France. Poinson-les-Grancey. xlviii + 109 p.

Grenier, J., et D. Godron, 1849-56. — Flore de France. Paris. 3 vol.

Guinochet, M., et R. de Vilmorin, 1973 →. — Flore de France. Paris. CNRS. 3 vol. parus.

Jovet, P., et R. de Vilmorin, 1972 →. — Suppléments à la Flore descriptive illustrée de la France par l'Abbé H. Coste. Paris. 4 fasc. parus.

Lamotte, M., 1881. — Prodrome de la Flore du Plateau Central de la France. Paris. 628 p.

Lebrun, J. P., 1962. — Les Ptéridophytes dans la région parisienne. IV — *Ophioglossum vulgatum* L. *Cahiers Nat., Bull. N.P.*, Paris, n.s., **18** : 85-94.

Le Gendre, Ch., 1914-1922. — Catalogue des Plantes du Limousin. Limoges. 2 vol.

— 1919. — Flore des terrains de serpentine de la Haute-Vienne. *Bull. Géogr. bot.*, Limoges, **29** : 19-34.

— 1926. — Supplément au Catalogue des Plantes du Limousin. Limoges. 94 p.

Maisonneuve, R., 1975. — Introduction à l'étude des serpentines de Corrèze. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, Royan, n.s., **6** : 38-42.

Pailloux, Dr, 1843. — Notes sur les plantes du département de la Creuse... *Mém. Soc. Sc. nat. Arch. Creuse*, Guéret, **1** : 90-106.

Puel, T., 1852. — Catalogue des plantes vasculaires qui croissent dans le département du Lot. Cahors. 248 p.

Revel, J., 1885. — Essai de la Flore du Sud-Ouest de la France. Villefranche. 845 p.

Rouy, G., et coll., 1893-1913. — Flore de France. Asnières, Paris et Rochefort. 14 vol.

Rupin E., 1878-85. — Catalogue des plantes qui croissent dans le département de la Corrèze. *Bull. Soc. scient. hist. archéol. Corrèze*. Brive.

TERRE, Abbé J., 1967-1977. — Catalogue des plantes de l'Aveyron, d'après les notes laissées par le Chanoine H. COSTE, l'herbier Fourès, de Millau, et les observations de l'auteur. Suivi de deux suppléments par C. BERNARD et G. FABRE. Aurons (B. du R.). 300 p.

TUTIN, T. G., V. H. HEYWOOD, et coll., 1964 →. — Flora Europaea. Cambridge. 4 vol. parus.

VILKS, A., 1974. — Contribution à l'étude phytogéographique du département de la Haute-Vienne. Thèse, Toulouse. III + 127 p.

*Manuscrit déposé le **16** octobre **1979**.*

Achevé d'imprimer le 31 juillet 1980.

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 002 5

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935.
A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées. (Format in-4°.)

A — Zoologie

Dernières parutions

T. 107 — Beveridge (Ian). — A taxonomic revision of the genera *Cittotaenia* Riehm, 1881, *Ctenotaenia* Railliet, 1893, *Mosgovoyia* Spasskii, 1951, and *Pseudocittotaenia* Tenora, 1976 (Cestoda : Anoplocephalidae). 1978, 64 p., 102 fig.
T. 108 — Peignoux-Deville (Jacqueline). — Rôle du corps ultimobranchial (C.U.B.) dans la régulation du métabolisme calcique chez les Poissons Téléostéens. 1978, 71 p., 17 tabl., 11 pl. h.-t.
T. 109 — Auteurs multiples (Loïc Matile, éd.). — Faune entomologique de l'archipel des Comores. 1978, 388 p., fig., pl.
T. 110 — Pelletier (Jean). — Révision des espèces du genre *Marcina* F. Walker (Lépidoptères, Noctuidae, Ophiderinae). 1978, 143 p., 158 fig., 6 pl. h.-t.
T. 111 — Heim (Jean-Louis). — Les squelettes de la sépulture familiale de Buffon à Montbard (Côte d'Or). Étude anthropologique et génétique. 1979, 79 p., 22 tabl., 19 fig., 8 pl. h.-t.
T. 112 — Guinot (Danièle). — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogenèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. 1979, 354 p., 70 fig., 27 pl. h.-t.
T. 113 — Bayssade-Dufour (Christiane). — L'appareil sensoriel des Cercaires et la systématique des Trématodes digénétiques. 1979, 81 p., 42 fig.

A paraître

T. 114 — Boucher (Guy). — Facteurs d'équilibre d'un peuplement de Nématodes des sables sublittoraux.
T. 115 — Atlas des Cercaires.
T. 116 — Betsch (Jean-Marie). — Éléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes).
T. 117 — Illg (Paul L.) & Dudley (Patricia L.). — The family Ascidicolidae and its subfamilies (Copepoda, Cyclopoida), with descriptions of new species.
T. 118 — Tillier (Simon). — Gastéropodes terrestres et fluviatiles de Guyane française.

B — Botanique

T. 26 — Diptérocarpacées. Taxonomie — Phylogénie — Écologie. (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977.) 1979, 162 p., fig. pl.

C — Sciences de la Terre

Dernières parutions

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.
T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.
T. 43 — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

A paraître

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens.

D — Sciences physico-chimiques

T. 4 — Mercier (Christiane). — Synthèse de produits naturels dérivés du noyau diméthyl-2 2,chromène. '969, 70 p.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.

ISSN 0181-0634

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
MAR 17 1981
GARDEN LIBRARY

SECTION B

botanique

biologie et écologie
végétales
phytochimie

4e SERIE T. 2 1980 N° 2

Juin 1980

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeurs : Prs E.-R. Brygoo et M. Vachon.

Comité de rédaction : MM. et Mmes M.-L. Bauchot, E.-R. Brygoo, J. Dorst, P. Dupérier, C. Dupuis, J. Fabriès, J.-C. Fischer, N. Hallé, J.-L. Hamel, S. Jovet, R. Laffitte, Y. Laissus, C. Lévi, D. Molho, C. Monniot, M. Vachon.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements** et **achats au numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1980

Abonnement général : 640 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.
Section B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **2**, 1980, section B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), n° 2.

SOMMAIRE

P. Dupuy et M. Guédès. — Documents tératologiques pour servir à l'étude morphologique des Angiospermes 83

G. Tell. — Le genre *Staurastrum* (Algues Chlorophycées, Desmidiées) dans le nord-est de l'Argentine 145

J. Balazuc. — Laboulbéniales nouvelles (Ascomycètes), parasites de Coléoptères et de Diptères 209

M. Massias, J. Carbonnier et D. Molho. — Constituants de *Gentiana montserratii* Vivant (Gentianaceae) 221

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, n° 2 : 83-144.

Documents tératologiques pour servir à l'étude morphologique des Angiospermes

par Pierre DUPUY et Michel GUÉDÈS *

Résumé. — Une série de phénomènes tératologiques spontanés et expérimentalement induits chez diverses Angiospermes par l'action de l'acide 2.4 dichlorophénoxyacétique permet de mieux comprendre divers aspects de leur morphologie normale. Les problèmes ainsi abordés concernent d'abord la morphologie foliaire (formation de scyphies marginales et laminales sur les limbes, transformation de folioles en scyphies, dichotomie foliaire). La phyllotaxie florale est ensuite comparée à la phyllotaxie végétative par l'étude de fleurs phyllodiques. Divers points de morphologie florale sont enfin examinés : morphologie des écailles nectarifères de *Ranunculus*, formation de scyphies marginales et laminales sur les pétales de *Clarkia* et leur transformation en étamines foliolaires, polymérie secondaire des androcées étudiée directement chez *Philadelphus* et éclairée par les phénomènes décrits chez *Clarkia*, involution et révolution des marges pétalaires dans les corolles gamopétales de *Cucurbita* et *Datura* et interprétation des lames catacorollaires des fleurs doubles de *Datura*, signification de la paracorolle des Narcisses, diplophyllie staminale chez *Tropaeolum* et *Ranunculus*. L'étroite similarité des aptitudes morphogénétiques des phyllomes végétatifs et floraux est à nouveau soulignée.

Abstract. — Spontaneous and experimentally induced terata in various Angiosperms enable a better understanding of their morphology. Problems here dealt with first relate to foliar morphology (marginal and laminal ascidia on leaves, foliar dichotomy). Then floral phyllotaxis is directly compared to vegetative one by means of phyllodic flowers. Finally the bulk of the paper is concerned with morphology of floral phyllomes : nectaries of *Ranunculus*, marginal and laminal ascidia on *Clarkia* petals and their transformation into stamens, secondarily polymerous androecia in *Philadelphus* as illuminated by the latter phenomenon, involution and revolution of petal margins in *Cucurbita* and *Datura* as related to carpel morphology and illuminating the meaning of ' catacorollar ' blades of double flowers in *Datura*, meaning of *Narcissus* corona, stamen diplophylly in *Tropaeolum* and *Ranunculus*. The closeness of morphologic abilities of vegetative and floral phyllomes is once more emphasized. The paper may be viewed as affording illustrative material to a recent book by one of us (GUÉDÈS, 1979).

Les données tératologiques ont jadis joué, et devraient continuer de jouer, un rôle essentiel dans les études de morphologie végétale. Nous nous sommes, depuis maintenant une vingtaine d'années, appliqués à en montrer l'importance (DUPUY, 1963 ; GUÉDÈS, 1972 *b*, 1975, 1979). Il serait certainement absurde de la part d'une morphologie qui se veut de plus en plus expérimentale de renoncer à l'exploitation de l'immense ensemble des

* P. DUPUY : *Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences, Poitiers.*
M. GUÉDÈS : *Laboratoire de Phytomorphologie, École Pratique des Hautes Études* et *Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue de Buffon, Paris.*

faits tératologiques qui sont, selon le mot d'A.-P. de Candolle, les produits d' « expériences que la nature fait au profit de l'observateur », et de renoncer même à l'utilisation des données de la tératologie expérimentale, sous le prétexte oiseux de l'ignorance où nous demeurons des modalités intimes de l'action des agents expérimentaux, qu'ils soient humoraux, écophysiologiques, génétiques ou microbiologiques. Embarrassées par une pareille recherche de l'absolu, la plupart des sciences expérimentales n'auraient jamais vu le jour.

Nous ne reprendrons pas ce plaidoyer plus en détail, et apporterons simplement quelques documents nouveaux, tirés presque tous des observations et expériences du premier d'entre nous. On trouvera dans un précédent mémoire de celui-ci (Dupuy, 1963) les indications concernant de mode d'obtention expérimentale de celles des morphoses décrites ici qui résultent de l'action de l'acide 2.4 dichlorophénoxyacétique (2.4-D). Les données que nous publions pourront servir à illustrer et compléter un récent ouvrage du second d'entre nous (Guédès, 1979), qui porte pour l'essentiel la responsabilité des interprétations offertes dans le présent texte, dont les illustrations sont dues à P. Dupuy.

Les documents présentés concernent d'abord deux points de morphologie foliaire, la scyphogenèse mériphylle d'appendices simples ou composés, et la dichotomie ou dissociation foliaire. Les faits correspondants jettent quelque lumière sur l'organisation générale de la feuille et des autres phyllomes. La morphologie florale fait ensuite l'objet de l'essentiel du mémoire. La phyllotaxie de la fleur est d'abord comparée à la phyllotaxie végétative par l'étude d'intermédiaires directs, puis sont étudiés les verticilles floraux périanthaires et sexués. Les cas examinés soulignent les rapports entre phyllomes sexués et végétatifs, la scyphogenèse mériphylle étant notamment étudiée chez les pétales et tépales après l'avoir été chez les feuilles, ainsi que les relations entre pétales et étamines. Des données concernant les pétales de *Clarkia* éclairent la signification des androcées à polymérie secondaire, puisque chaque pétale peut devenir apte à former plusieurs étamines. L'androcée de *Philadelphus* fournit un exemple assez clair de polymérie secondaire.

La diplophyllie de l'étamine se trouve plusieurs fois vérifiée et la constitution diplophylle du tépale des narcisses est précisée. Un mode d'union tératologique des pétales de courge rappelle celui qui est normal chez les carpelles, et permet de comprendre les appendices « catacorollins » des fleurs doubles de *Datura*.

Un sommaire indique ci-dessous les points abordés :

Morphologie foliaire 85
- Scyphogenèse mériphylle chez *Geranium dissectum* 85
- Scyphogenèse mériphylle chez *Pelargonium × hortorum* 87
- Scyphogenèse mériphylle chez *Gleditsia triacanthos* 88
- Dichotomie et dissociation foliaire 92

Morphologie florale 96
- Phyllotaxie florale 96
- Le pétale de *Ranunculus repens* et son écaille nectarifère 101
- Les sépales et pétales des fleurs « doubles » de *Clarkia* 101
- Pétale, étamine et carpelle chez *Ranunculus auricomus* 114
- Involution des pétales chez *Cucurbita pepo* 116
- Fleurs doubles et « catacorolle » de *Datura × candida* 119
- Nouvelles données sur la paracorolle des Narcisses 123
- Virescence staminale chez *Tropaeolum majus* 133
- L'androcée pseudo-polymère de *Philadelphus* 136

Conclusion 141

MORPHOLOGIE FOLIAIRE

Scyphogenèse mériphylle chez *Geranium dissectum* L.

Les feuilles normales de *G. dissectum* présentent un pétiole unifacial (fig. 1/1). Les marges de leur limbe confluent en effet ventralement en une zone transverse à l'extrémité supérieure de ce pétiole. Il existe sûrement une seconde zone transverse en bas de celui-ci, où convergent les deux marges de la base foliaire bifaciale, mais comme les stipules n'occupent que les régions latérales de la marge de la base, elles ne se rencontrent pas ventralement au niveau de la zone transverse inférieure qu'elles ne mettent donc pas en évidence par formation d'une stipule médiane, comme cela arrive assez souvent dans les feuilles à pétiole unifacial. La zone transverse inférieure est de plus rendue indistincte à l'état adulte par l'épaississement du pétiole unifacial et de la base bifaciale sous-jacente.

Comme dans beaucoup de feuilles à pétiole unifacial, le traitement par l'acide 2.4 dichlorophénoxyacétique (2.4-D) détermine une prolifération de la zone transverse supérieure du pétiole, de sorte que le limbe, tout en demeurant disséqué, devient nettement pelté (fig. 1/2). Un limbe pelté correspond à un limbe en cornet, ou scyphié, devenu plat par suite d'une intense croissance intercalaire. Si, comme c'est ici le cas, la croissance marginale du primordium devient rapidement limitée à des segments régulièrement espacés le long de la marge, il apparaît autant de segments limbaires ou folioles. Le mode de réalisation des feuilles simples, composées, et peltées ou non, à partir des files cellulaires issues du flanc de l'apex de la tige a été décrit par Guédès (1979) grâce aux travaux de Bugnon et Dulieu.

Toujours sous l'effet du 2.4-D, les segments palmés du limbe de ce *Geranium* peuvent à leur tour rapprocher leurs marges et les unir en un pétiolule unifacial, limité en haut et en bas par des zones transverses où confluent les marges. Le limbe foliaire distal, demeuré d'abord plan, prend la forme d'un petit cornet si sa zone transverse supérieure prolifère (fig. 1/2, 4-6). Il y a alors formation d'une scyphie mériphylle, c'est-à-dire d'un cornet « foliolaire » porté par le limbe. Deux segments de limbe peuvent être affectés par cette scyphogenèse (fig. 1/5). Des scyphies mériphylles sont représentées plus en détail par les figures 1/8-10. La surface interne du cornet qu'elles constituent est la surface morphologiquement ventrale du phyllome. L'ontogenèse de ces formations n'a pas été étudiée, mais l'unifacialité de leur pétiolule, comme celle du pétiole des feuilles, est sûrement congénitale. Ces pétioles et pétiolules sont unifaciaux dès leur apparition, ce qui va de pair avec la formation et l'éventuelle prolifération des zones transverses ventrales à leurs extrémités inférieure et supérieure. Dire que le pétiole ou le pétiolule de feuilles ou folioles est congénitalement unifacial revient simplement à remarquer que des zones transverses de leurs marges apparaissent en bas et en haut de ces organes. Si elles apparaissent, il faut bien qu'une différenciation encore non précisée se soit produite avant leur réalisation pour commander celle-ci. Prétendre avec Hagemann (1970) que les pétioles unifaciaux sont d'abord bifaciaux avant de posséder leur zone transverse est laisser dans l'ombre le caractère essentiel qu'ils possèdent pourtant *déjà* lors de leur stade apparemment unifacial :



Fig. 1. — *Geranium dissectum* : 1, Feuille normale, limbe et partie supérieure du pétiole, vue ventrale (la flèche indique la zone transverse). 2, Scyphie mériphylle formée à partir d'un segment limbaire. 3, Limbe pelté. 4, Scyphie mériphylle formée à partir d'un segment d'un limbe pelté. 5, Deux scyphies mériphylles. 6, La zone transverse supérieure du pétiolule d'une scyphie mériphylle a proliféré en un segment limbaire ventral, de sorte que la scyphie est devenue diplophylle. 7, La zone transverse d'une autre scyphie a donné elle-même une petite scyphie mériphylle de second ordre. 8-10, Détails de scyphies mériphylles de premier ordre, représentant des segments de limbe.

l'aptitude justement à réaliser des zones transverses de leurs marges, que ne possèdent point les autres pétioles, réellement bifaciaux. Cette aptitude doit bien reposer sur quelque particularité matérielle qu'on ne saurait nier en principe parce qu'elle n'a pas encore été découverte, pour n'avoir pas été recherchée.

Comme les folioles scyphiées de *Geranium dissectum* sont elles-mêmes disséquées, il arrive que leurs segments ou foliolules deviennent à leur tour des scyphies. Dans le cas de la figure 1/7, c'est un segment porté par la zone transverse du pétiolule d'une scyphie mériphylle qui s'est modifié en scyphie de second ordre. Il se pourrait qu'il soit exactement porté par le point d'union des marges droite et gauche de la scyphie mère : il appartiendrait alors à ces deux marges à la fois, étant une foliolule transverse, bivalente, et scyphiée. De la même manière, on le sait, le point d'union des marges foliaires gauche et droite au niveau des zones transverses supérieures des pétioles unifaciaux prolifère fréquemment en une foliole transverse de nature mixte (Troll, 1939 ; Guédès, 1979). La dualité de celle-ci est souvent mise en évidence par l'existence de deux pointes à son sommet, ou par sa division plus ou moins totale.

Scyphogenèse mériphylle chez *Pelargonium* × *hortorum* L. H. Bailey

Ce phénomène, constaté à la suite de traitements par le 2.4-D a déjà été décrit par l'un de nous (Gavaudan et Dupuy, 1962), mais son interprétation doit être précisée à la lumière d'observation nouvelles.

Les feuilles de *Pelargonium*, comme celles de *Geranium*, ont un pétiole unifacial et une zone transverse existe par conséquent au niveau de passage de ce pétiole au limbe. Elle est fort nette sur les figures 2/1-3. Dans les feuilles normales, elle est plus ou moins horizontale et souvent on observe qu'à son niveau les marges du limbe semblent s'enrouler vers l'intérieur de l'ébauche de cornet qu'elles ont réalisée par leur union en zone transverse. La fermeture du cornet ébauché tend alors à se faire selon deux zones submarginales et dorsales.

Sous l'effet du 2.4-D, cette zone transverse prolifère fréquemment selon deux zones situées symétriquement de part et d'autre du point ventral d'union des marges. Il en résulte deux lames limbaires qui peuvent montrer un pétiolule plan (fig. 2/3 à gauche). Parfois aussi, ce pétiolule devient unifacial (fig. 2/1). A la différence toutefois de celui des scyphies mériphylles de *Geranium*, il présente alors des zones transverses du côté dorsal, c'est-à-dire qu'au lieu d'être enroulé vers le côté ventral de la feuille porteuse, il l'est vers le côté dorsal. Il est donc « hypounifacial » (fig. 2/3a ; Guédès, 1979). Comme la zone transverse supérieure des deux pétiolules a proliféré dans la pièce représentée par la figure 2/1, il s'est formé de petites scyphies mériphylles. Ces scyphies présentent leur face morphologiquement ventrale à l'extérieur et, en coupe transversale, on note que leurs faisceaux dirigent effectivement leur bois vers l'extérieur : elles sont hypoascidiées, comme il convient à des pièces dont le pétiolule est hypounifacial. Très souvent leurs pétiolules sont unis à une nervure latérale du limbe de la feuille qui les a formés, de sorte qu'ils semblent émaner de la surface de ce limbe (fig. 2/2-6). L'existence d'une crête joignant leur point d'insertion apparent à la zone transverse de la feuille porteuse permet généralement de déceler leur véritable insertion marginale (fig. 2/2, 3 à droite). Dans le cas de la figure 2/4-6, la scyphie adnée au limbe ne s'en sépare qu'au-dessus du niveau de sa propre zone transverse, c'est-à-dire alors que son limbe n'est plus en cornet (fig. 2/6).

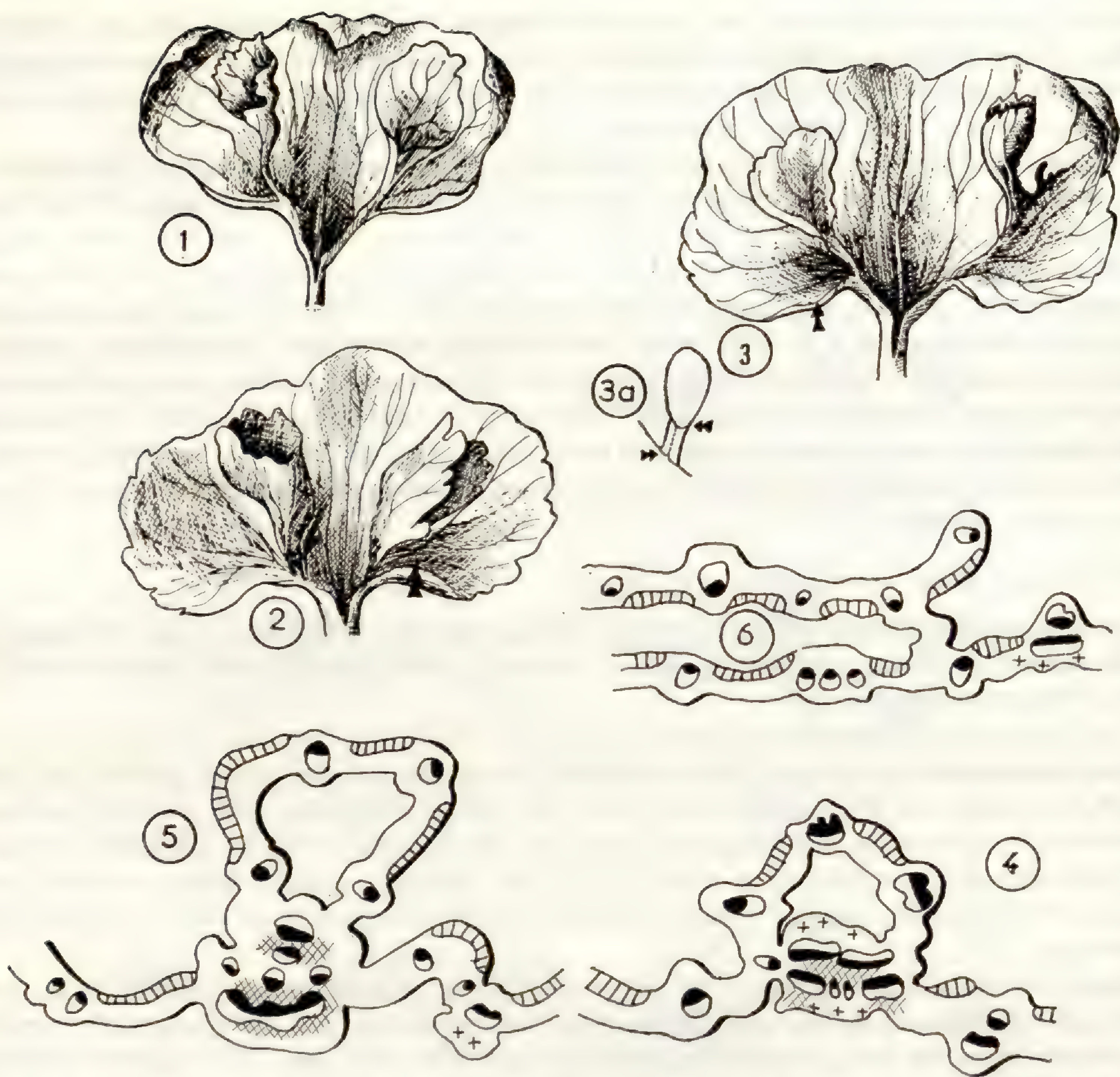


Fig. 2. — *Pelargonium* × *hortorum* : 1-3, Formation de segments, généralement reployés en scyphies mériphylles, par les marges inférieures du limbe, indiquées par des flèches en 2 et 3 ; vues ventrales. (Voir texte.) 3a, Interprétation de telles scyphies, vue ventrale (les flèches indiquent les marges, confluant en deux zones transverses qui délimitent le pétiolule unifacial). 4-6, Coupes transversales de scyphies mériphylles adnées au limbe, en 6 l'adnation a encore lieu à la partie supérieure, au-dessus de la région en cornet.

Scyphogenèse mériphylle chez *Gleditsia triacanthos* L.

Les feuilles de *Gleditsia* sont généralement pennées sur les rameaux courts et bipennées sur les rameaux longs. De nombreux intermédiaires existent entre les deux dispositions et ils ont été maintes fois signalés. Ils confirment l'identité entre une foliole simple et une foliole disséquée en foliolules, cette dernière correspondant simplement à la première lorsque son limbe ne se développe pas en des zones régulièrement espacées, qui séparent les foliolules résultantes. Les figures 3/8-9 représentent de tels intermédiaires. Les foliolules peuvent elles-mêmes se diviser en foliolules de second ordre : c'est ce qui se produit dans la figure 3/4,

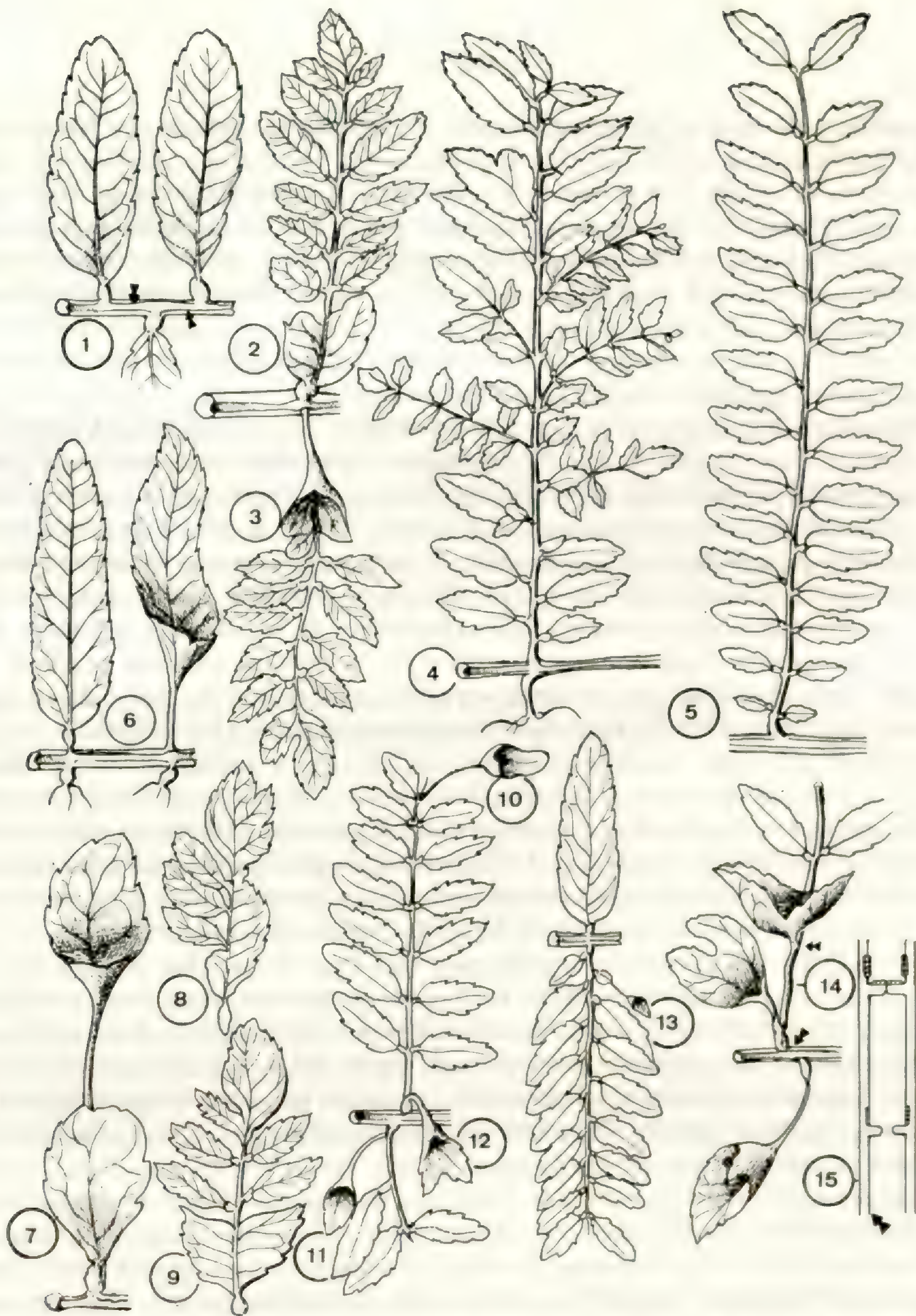


FIG. 3. — *Gleditsia triacanthos* : 1, Folioles normales (les flèches indiquent les marges du rachis). 2, Union (non-individualisation) des foliolules inférieures d'un rachis secondaire de feuille bipennée. 3, Scyphiation de cette zone inférieure continue. 4, Divisions de foliolules de rachis secondaires en foliolules de 3e ordre portées par des rachis tertiaires. 5, Rachis secondaire normal et ses foliolules. 6, Scyphie formée par une foliole. 7, Scyphie portée au dos d'une foliole (voir texte). 8-9. Transformation de folioles en rachis secondaires porteurs de foliolules. 10, Foliolule supérieure scyphiée. 11, Foliolule inférieure scyphiée. 12, Foliolule scyphiée médio-ventrale correspondant à l'union de deux folioles latérales. 13, Foliolule inférieure porteuse d'une scyphie mériphylle dorsale. 14, En haut, rachis secondaire porteur de deux foliolules médio-ventrales scyphiées superposées, dont la dualité est soulignée par les deux pointes ; le rachis secondaire est unifacial entre les deux insertions foliolulaires (flèches). En bas, foliole scyphiée. 15, Cours des marges d'un rachis bifacial porteur de folioles latérales (en bas) lorsque ces marges tendent à s'unir médio-ventralement, et porteur en plus d'une foliole bivalente médio-ventrale (en haut). Les insertions foliolaires sont hachurées, les marges soulignées d'une flèche noire. (**Voir texte.**)

qu'on comparera à la figure 3/5, représentant un rachis secondaire de feuille bipennée muni de ses foliolules.

Chez le *Gleditsia*, comme les autres Légumineuses à feuilles pennées, le rachis primaire de la feuille est bifacial ; ses marges sont soulignées par des flèches dans la figure 3/1. On remarque toutefois que sa surface morphologiquement dorsale est plus importante que sa surface ventrale : il est si l'on veut hypotrophe, et les rachis secondaires des feuilles bipennées le sont également. Les pétiolules des folioles et foliolules sont encore hypotrophes mais leurs marges sont très difficiles ou impossibles à déceler à l'état adulte du fait de l'arrondissement de ces organes, général chez les Légumineuses.

Les phénomènes que nous allons maintenant décrire sont spontanés et fréquents chez les arbres cultivés. On comprend que l'hypotrophie des pétiolules rend aisée l'union de leurs marges et la réalisation de l'unifacialité, qui n'est que l'hypotrophie portée à l'extrême. Il y a alors plus précisément épiunifacialité (Guédès, 1979), le pétiolule étant limité tout autour par sa face morphologiquement dorsale. Il se forme nécessairement une zone transverse de confluence des marges du côté de l'insertion du pétiolule sur le rachis primaire ou secondaire, et une autre zone transverse en bas du limbe de la foliole ou foliolule. La prolifération de cette dernière zone transverse conduit à la formation d'une scyphie. Dans le cas de la figure 3/6, une foliole est devenue scyphiée, et il en est de même dans celui de la figure 3/14 en bas. Une foliolule peut également être scyphiée (fig. 3/10-11).

L'ensemble d'un rachis secondaire et de ses foliolules correspond à une foliole. Ce rachis peut lui aussi devenir unifacial inférieurement et, si sa zone transverse supérieure prolifère, il forme à son insertion une scyphie dont il prolonge la nervure médiane dorsale. C'est ce qui est arrivé dans la figure 3/3. La figure 3/2 montre pour sa part un rachis secondaire dont les folioles inférieures sont continues en deux lames limbaires, mais qui n'a pas formé de scyphie parce qu'il est demeuré bifacial en dessous de cette région.

Les figures 3/12 et 14 en haut montrent un autre type de scyphie mériphylle. Il s'agit de pièces portées non plus sur le bord du rachis, ici secondaire, mais médio-ventralement sur lui. Corrélativement, le rachis est unifacial en dessous de l'insertion de la scyphie unique de la figure 3/12 et de la scyphie inférieure de la figure 3/14. Il l'est aussi sur le segment compris entre l'insertion des deux scyphies médio-ventrales sur cette dernière figure. L'hypotrophie normale du rachis permet de rendre aisément compte de cette unifacialité limitée, qui correspond là encore à son exagération.

Les scyphies médio-ventrales sont portées aux points d'union des marges des rachis là où elles forment des zones transverses. Ces scyphies sont donc bivalentes, appartenant autant à la marge droite qu'à la marge gauche. Effectivement, on peut les trouver à deux pointes et deux nervures principales (fig. 3/12 et 14). Dans d'autres cas, elles ont une forme normale, comme sont normales les folioles transverses portées au point d'union des deux marges de diverses feuilles à pétiole unifacial (Troll, 1939). Lorsque, comme dans la figure 3/14, existent au moins deux scyphies médio-ventrales consécutives, le rachis est unifacial entre elles. Après s'être séparées au niveau d'une zone transverse, les marges se rapprochent immédiatement, et c'est la figure arrondie qu'elles réalisent ainsi qui délimite la zone de prolifération du pétiolule épiunifacial de la scyphie inférieure. Les marges sont donc de nouveau unies le long du segment sus-jacent du rachis, qui est encore unifacial. Elles se séparent à nouveau selon une seconde figure circulaire pour délimiter la zone de prolifération du pétiolule de la seconde scyphie, puis, ayant fermé le cercle, elles se séparent

encore et courent maintenant séparées le long du segment bifacial du rachis qui domine la scyphie supérieure. Ce dernier phénomène ne se produit qu'au-dessus de la scyphie la plus apicale s'il y en a plus de deux.

On pourrait penser que le nœud d'un rachis devenu unifacial est à même de porter ses deux folioles bifaciales ordinaires, latérales, et éventuellement une foliole transverse bivalente médiane sur le point d'union des marges. Cette foliole transverse pourrait être ou non scyphiée. Nous n'avons pas trouvé cette disposition à trois folioles ou foliolules par nœud de rachis chez *Gleditsia*. Lorsque le nœud du rachis unifacial forme une foliolule médiane, il ne forme pas de foliolules latérales. La scyphie médiane semble donc formée par l'union des deux folioles ou foliolules latérales, rapprochées par suite de l'unifacialisation, et non pas par un élément foliolaire surajouté.

Les scyphies médio-ventrales sont épipeltées, présentant leur surface morphologiquement ventrale vers leur intérieur. La notion de scyphie ventrale résultant de l'union de deux folioles latérales avait été proposée par Rodigas (1866), mais sans que soit alors noté le rapport existant avec l'unifacialisation locale du rachis. Rodigas étudiait la scyphogenèse des feuilles de *Caragana sinica* (Buc'hoz) Rehd., autre Légumineuse (voir aussi Guédès et Dupuy, 1980).

Dans le *Gleditsia* peuvent également apparaître des scyphies mériphylles sur les folioles et foliolules. La nervure médiane de celles-ci semble alors se détacher du limbe du côté dorsal pour se prolonger par une scyphie à peltation normale (fig. 3/7). Nous avons étudié récemment le mode de formation de pareilles scyphies dans le cas du *Caragana sinica* (Guédès et Dupuy, 1980). Elles apparaissent par rapprochement ventral des marges foliolaires à une certaine distance du sommet. Les marges cessent de former deux lames limbaires et s'unissent au contraire pour donner naissance à un pétiolule intermédiaire unifacial, ce qui entraîne la peltation-scyphiation de la portion supérieure de la feuille, où les lames limbaires continuent de se développer. Le pétiolule unifacial intermédiaire de cette scyphie paraît inséré dorsalement sur la foliole parce que la zone de rapprochement des marges en dessous de ce pétiolule prolifère en une lame mixte continue avec le limbe sous-jacent. La portion foliolaire située au-dessus du point de départ du pétiolule de la scyphie qui prolonge la nervure médiane n'a donc pas la même valeur que le limbe sous-jacent proprement dit. De nombreux intermédiaires établissent parfaitement cette interprétation chez *Caragana*, mais nous n'en avons pas trouvé chez *Gleditsia*.

Nous avons dit que la réalisation de folioles scyphiées médio-ventrales allait de pair avec l'unifacialité des portions de rachis qui les séparent. Il en est ainsi chez *Gleditsia*, mais il n'y a pas là de nécessité logique. Après la formation de la surface circulaire d'insertion d'une scyphie, les marges du rachis pourraient se séparer et courir latéralement sur le segment sus-jacent, puis se rapprocher juste sous le nœud suivant et, par une brève séparation suivie d'un rapprochement, délimiter la surface circulaire d'insertion de la scyphie suivante. Après quoi, elles se sépareraient encore pour former les bords du segment bifacial de rachis dominant la seconde scyphie. Chez l'Ombellifère *Discopleura capillacea* (Michx.) DC. (Rauh, 1942), il semble bien que les marges du rachis se disposent un peu de cette manière. Chaque nœud du rachis porte alors une foliole médio-ventrale non scyphiée en plus des deux folioles latérales usuelles. La foliole médio-ventrale existe seule du reste, dans un état très réduit, dans les premières feuilles de la plante. Dans ces cas, les marges du rachis se dirigent simplement vers la ligne médio-ventrale et s'y unissent, puis elles se séparent

immédiatement pour se continuer par les marges inférieures des pétiolules des folioles du nœud (fig. 3/15 en haut). Au point de leur séparation, elles produisent une foliole médio-ventrale. Les marges supérieures des pétiolules des folioles latérales se continuent pour leur part avec les marges du segment bifacial sus-jacent du rachis. Chez *Caragana sinica* (Guédès et Dupuy, 1980), les marges montrent un cours comparable, mais elles forment seulement de minuscules stipelles le long de la boucle qu'elles décrivent du côté ventral du rachis.

Il est possible qu'un pareil cours des marges du rachis, avec unifacialisation de celui-ci au niveau des nœuds, soit également présent dans les feuilles normales de *Gleditsia*, où il serait souligné par l'existence de sortes de poils massifs qui, près de l'insertion des folioles ou foliolules, semblent évoquer ce trajet. Ce dernier ne conduit pas toutefois à une unifacialisation totale (fig. 3/15 en bas), et son existence demeure encore fort douteuse.

Les scyphies mériphylles ne sont pas simplement des particularités curieuses de l'architecture foliaire végétative. L'ovule des Angiospermes est essentiellement, selon nous, une telle foliole scyphiée que porte la marge carpellaire. Cette scyphie constitue le tégument unique ou interne. Comme une zone transverse se forme dorsalement sous son sommet et prolifère en une lame, la pointe du limbe de la scyphie, qui est la nucelle, se trouve au fond d'une cupule tégumentaire. Cette dernière est éventuellement enveloppée d'un second tégument, externe, de nature ligulaire, résultant d'une prolifération selon un anneau de la surface du funicule unifacial. Le funicule n'est lui-même que le pétiolule de la scyphie formée par le tégument interne. L'ovule subit de plus des déformations qui le rendent amphi-, ana- ou campylotrope. Cette interprétation a été développée dans d'autres publications (Guédès et Dupuy, 1970 ; Guédès, 1979).

Dichotomie et dissociation foliaire

Un primordium foliaire peut expérimentalement être clivé, et s'il était suffisamment jeune lors de l'intervention, ou même si celle-ci est intervenue dans la région apicale où son apparition est simplement prévisible, ses deux moitiés subissent une régulation, de sorte que se forment deux primordiums entiers, ou bien un primordium bifide si seule la partie supérieure du primordium originel avait été fendue (Neville, 1968 ; Sachs, 1969 ; Amer *et al.*, 1977).

Spontanément, ce phénomène est depuis très longtemps connu. Il affecte aussi les folioles. Chez les Légumineuses, il n'est pas rare qu'une foliole soit remplacée par une paire de folioles issues d'un tel dédoublement d'un primordium foliolaire. Le 2.4-D permet d'induire cette dichotomie ou division des feuilles. La figure 4 montre quelques exemples de phyllomes ainsi obtenus. Chez *Althaea rosea* (L.) Cav. (fig. 4/6-7), la dichotomie affecte dans le cas présenté le limbe seul, les deux limbes résultants sont séparés et leur portion antérieure régénérée est de moindre surface que leur portion latérale normale (fig. 4/6). Dans le cas du Lierre (*Hedera helix* L.) des figures 4/3-4, il y a aussi dichotomie affectant le limbe entier, mais les deux limbes résultants sont très dissymétriques, parce que leur portion régénérée est fort exiguë et qu'ils sont soudés dans leurs moitiés inférieures au niveau du dos de leurs nervures médianes. Cette soudure est sûrement congénitale, c'est-à-dire qu'ils n'ont jamais été libres à ce niveau. La dichotomie se manifeste alors par une réorganisation de la nervure de la feuille mère la rendant bivalente et apte à produire les deux demi-limbes ventraux néoformés. Chez le *Nicotiana glauca* R. C. Grah. de la figure 4/1-2, le même processus n'a affecté que la moitié supérieure du limbe, qui se trouve faite de deux portions

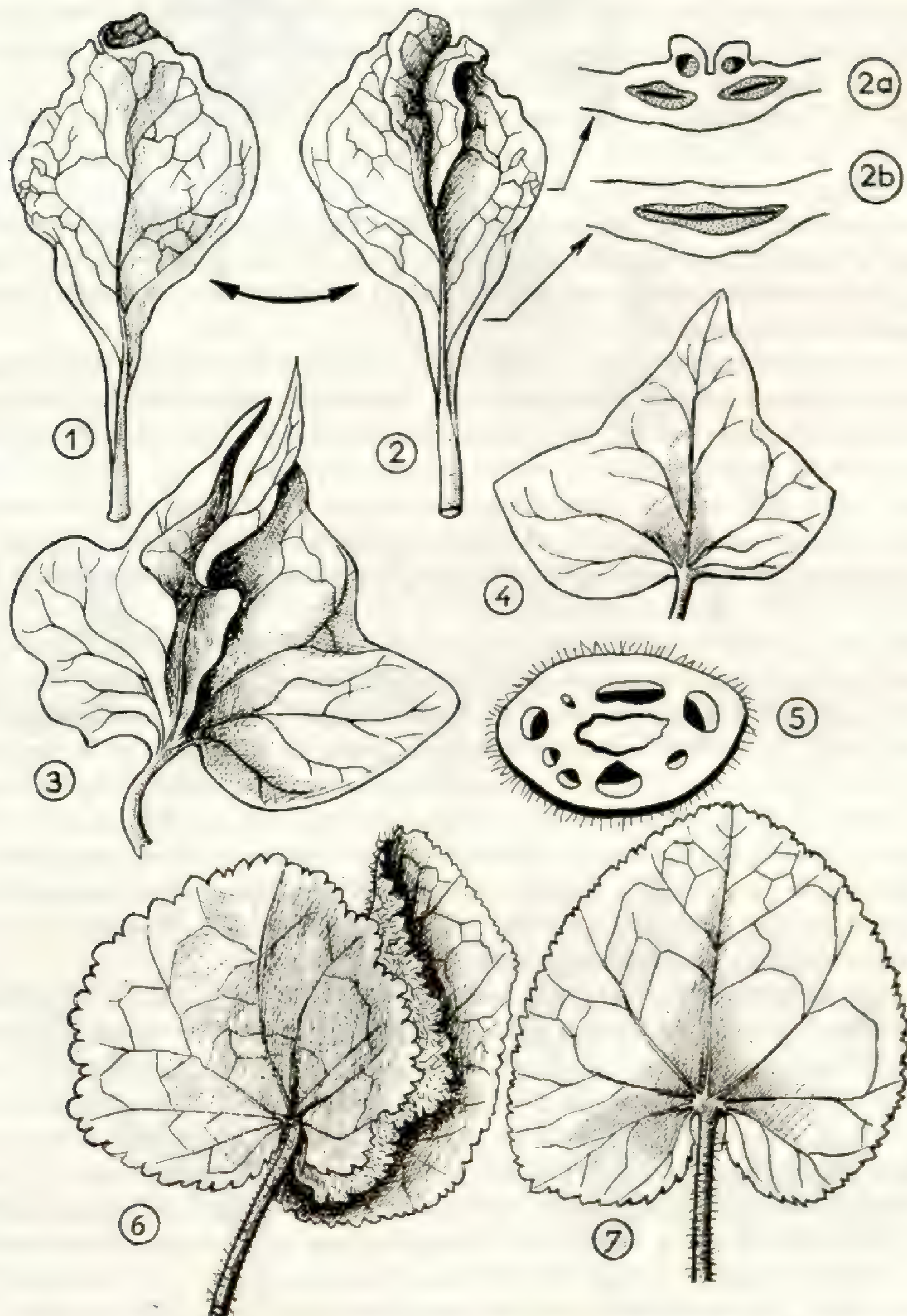


Fig. 4. — 1-2b : *Nicotiana glauca*, dichotomie limbaire supérieure, 1, vue de dos, 2, vue ventrale, 2a-b, coupes. 3-4 : *Hedera helix*. 3, Dichotomie limbaire. 4, Limbe normal. (Vues ventrales.) 5-7 : *Althaea rosea*. 5, Coupe du pétiole. 6, Dichotomie limbaire. 7, Limbe normal. (6-7 en vues ventrales.)

unies congénitalement par leurs nervures médianes (fig. 4/2a). La portion régénérée du limbe, située comme chez le Lierre du côté ventral de la feuille mère, étant encore plus réduite. Des pointes de limbes sont fréquemment dichotomisées chez diverses autres plantes, et leurs deux rameaux plus ou moins séparés. Le phénomène est fréquent par exemple chez les Scolopendres [*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm.].

La feuille de *Pelargonium* × *hortorum* de la figure 5/1, récoltée elle aussi sur un pied traité par le 2.4-D, est construite comme la feuille de Lierre qu'on vient de décrire. Dans la feuille de *Pelargonium* de la fig. 5/2, la dichotomie est plus profonde, affectant la moitié supérieure du pétiole. De plus, tandis que le limbe de droite est de forme normale, celui de gauche a pris la forme d'une scyphie épipeltée, vue de dessus dans la figure 5/2a. Dans les figures 5/3-5, la dichotomie affecte une plus ou moins grande partie du limbe (3-4) ou atteint la région supérieure du pétiole.

Au lieu de se dichotomiser, une feuille peut se diviser en trois portions longitudinales, comme c'est le cas dans celle de *Pelargonium* × *hortorum* représentée par les figures 5/6-7, issues de pieds traités aussi par le 2.4-D. A gauche de la figure 5/6 tendent à se former deux portions limbaires de régénération. A droite sur la même figure, ces portions se sont bien formées, mais sont continues par leurs marges en regard, tandis que les portions originelles du limbe sont unies comme en 4/1-3, de sorte qu'apparaît un cornet ventral qu'on voit nettement correspondre à un repli du limbe vers l'intérieur après intervention d'une croissance intercalaire selon un secteur de celui-ci.

On aperçoit immédiatement l'analogie entre ces formations et les scyphies mériphylles produites par la zone transverse que nous avons représentées ci-dessus (fig. 2), mais les structures présentes ne sont pas en rapport avec la zone transverse qui marque le passage du pétiole au limbe. Il semble en être de même de celles de la feuille de la figure 5/7, où la lame de gauche et la scyphie de droite correspondraient à des portions régénérées de limbe, identiques à celles de la figure 5/6, et ne seraient donc pas des productions de la zone transverse pétiolaire, avec laquelle elles ne paraissent pas continues. Des encoches marginales du limbe (flèches) et des sutures radiales de celui-ci (double flèche) marquent les zones d'union congénitale des éléments limbaires médian et latéraux, dissociés et réunis après isolement partiel de leurs portions régénérées du côté ventral.

Il faut bien se garder de confondre les deux processus qui, chez les feuilles de *Pelargonium*, conduisent ainsi à des dispositions d'allure similaire. De même, la feuille de la figure 5/1, déjà interprétée, n'est pas sans évoquer une feuille diplophylle (Troll, 1939 ; Guédès, 1979), mais ici les deux lames ventrales de son limbe ne sont nullement des productions de la zone transverse qui termine son pétiole, et ne sont pas continues avec elles.

Cette dernière distinction est d'autant plus importante à opérer que de telles dichotomies mimant la diplophyllie peuvent se rencontrer chez des feuilles par ailleurs réellement diplophylles. La chose se voyait par exemple dans les étamines virescentes de *Jatropha pohliana* Mull. (Euphorbiacées) étudiées par Muller (1864), et diplophylles comme toutes les étamines. Ces phyllomes doublement particuliers ont jadis conduit à une interprétation erronée de la diplophyllie, qu'on avait envisagée comme une conséquence de la dichotomie.

Si la dissociation d'un limbe foliaire ne s'accompagne pas de la réunion des régions nervuraires des éléments dissociés, elle conduit simplement à la formation d'une feuille composée, palmée ou pennée selon les cas. Si, d'autre part, les portions intercalaires régé-

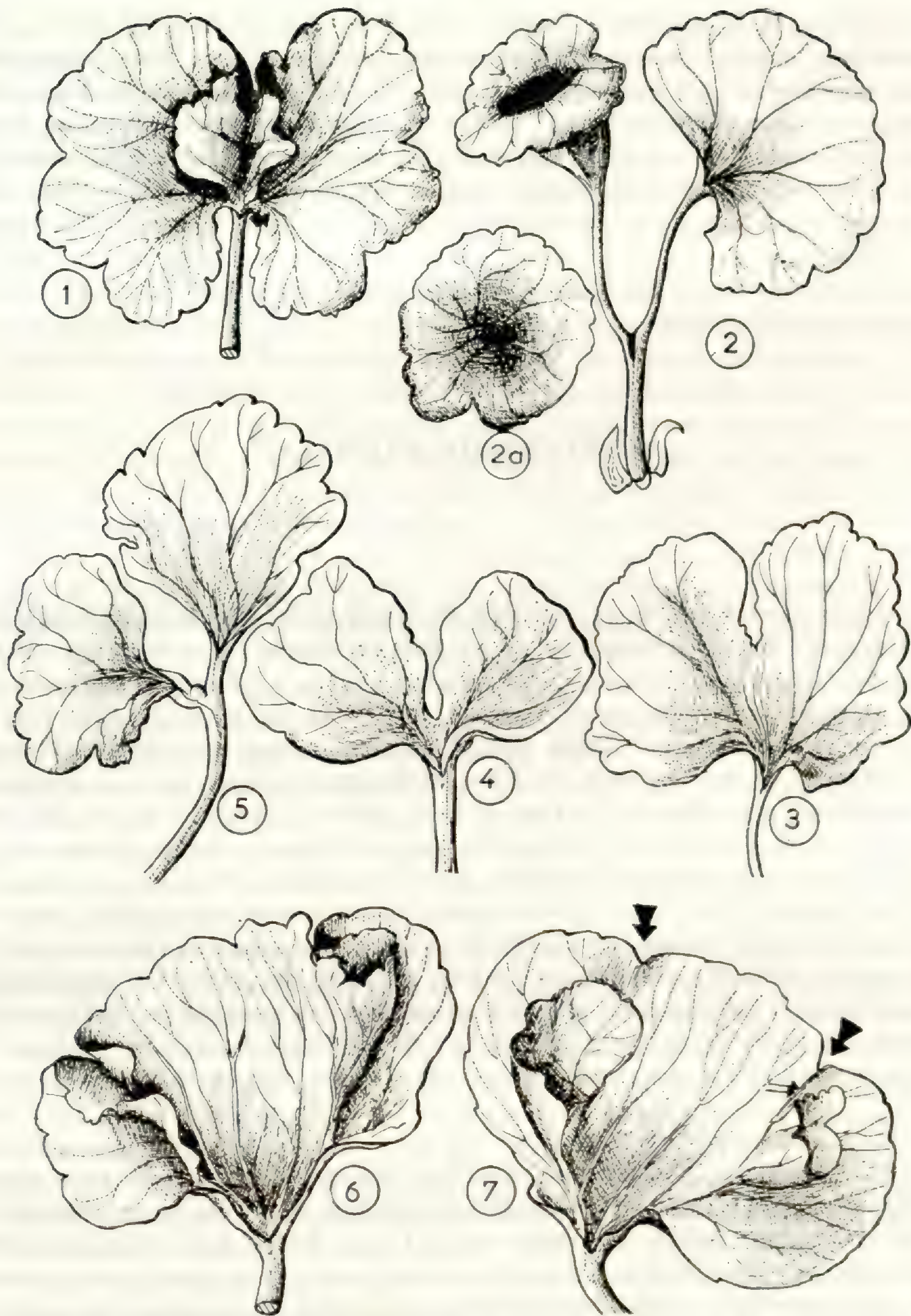


Fig. 5. — *Pelargonium* × *hortorum* : 1, Dichotomie limbaire, vue ventrale. 2, Dichotomie foliaire profonde, la moitié droite de la feuille forme une ascidie, vue de dessus en 2a. 3-5, Dichotomie limbaire plus ou moins marquée. A la différence du cas figuré en 1, les portions médianes régénérées des moitiés gauche et droite ne sont pas incurvées ventralement mais étalées dans le plan du limbe. 6-7, Trichotomie (dissociation) limbaire avec formation possible de scyphies ventrales (voir texte). Les flèches en 7 indiquent les zones de sutures des éléments du limbe après pincement des scyphies vers l'intérieur. Toutes les figures, sauf 2a, en vue ventrale.

nérées se développent en continuité l'une avec l'autre, comme en 5/6 à droite, mais sans union congénitale radiale des portions préexistantes, il apparaît un limbe simple plissé, qui peut devenir plan dans la suite du développement. Si, enfin, les deux lames formant chaque pli régénéré sont unies congénitalement par leurs surfaces dorsales en regard, c'est-à-dire que la cavité du plissement est oblitérée, la feuille porte à leur endroit une lame ventrale massive : c'est le cas de celle d'*Alchemilla* (*Lachemilla*) *diplophylla* Diels, qui présente deux lames de ce genre et qui, malgré le nom de la plante, n'est, on le sait, nullement diplophylle (Troll, 1939).

Ainsi les dichotomies et dissociations foliaires ne sont que des particularités de phénomènes normaux et banaux.

MORPHOLOGIE FLORALE

Phyllotaxie florale

Il est du plus grand intérêt de chercher des dispositions intermédiaires entre la phyllotaxie proprement dite, végétative, et la phyllotaxie florale ou anthotaxie. Déjà l'étude morphologique comparée fournit des documents qui sont loin d'être suffisamment exploités.

Dans l'ouvrage de l'un de nous (Guédès, 1979) ont été résumées quelques données normales, mais elles nécessitent d'être précisées et complétées. Aux dispositions signalées d'après Eichler chez les Théacées, où une corolle quinconciale se trouve superposée à un calice pareillement quinconcial, il faut ajouter, encore d'après Eichler, des faits identiques chez les *Clusia* (Clusiacées), et rappeler que les Hippocratéacées, comme la majorité des Théacées, ont des corolles quinconciales dont le sens de « rotation » est celui du calice également quinconcial. Lors même que la corolle des Théacées est d'autre part à préfloraison tordue, il avait été mentionné d'après Eichler que le sens de sa rotation est toujours celui de la spirale du calice quinconcial. Ce fait, s'il n'est pas universel chez les corolles à préfloraison tordue, y est répandu, puisqu'il caractérise notamment les Malvacées, Ochnacées, Clusiacées p.p., Tamaricacées, Linacées et Oxalidacées. La corolle, quoique métatopique, conserve dans tous ces cas une trace nette de sa disposition spiralée sans doute primitive.

Il convient aussi d'attirer l'attention sur les conceptions de Hirmer et ses élèves (Hirmer, 1931 ; Shoffel, 1932 ; Breindl, 1934). Hirmer avait à juste titre admis après les frères Bravais que, dans les phyllotaxies végétatives spiralées, les phyllomes successifs naissent séparés par un angle de divergence égal à l'angle limite de la série à laquelle appartient l'angle qui caractérise la phyllotaxie de la tige adulte de la plante en question. Dans la disposition quinconciale usuelle, comme dans toutes celles de la même série, où les angles de divergence valent sur la tige adulte 2/5, 3/8, 8/13, etc. de circonférence, l'angle de divergence réel, lors de l'initiation des phyllomes, serait donc 137°30′ environ, valeur qui semble bien avoir été réellement mesurée dans beaucoup de cas.

Au niveau de la fleur aussi, Hirmer pensait que les phyllomes étaient séparés dans le bouton par le même angle limite. Dix phyllomes successifs ainsi placés constituaient pour

lui deux séries de cinq pièces dont la seconde, interne, alternait d'abord irrégulièrement, quoique de façon définie, avec la première. Des modifications tardives amenaient l'alternance généralement presque parfaite de la corolle et du calice de la fleur épanouie. Hirmer et Shoffel pensaient dans beaucoup de cas pouvoir suivre une seule spirale florale du premier sépale au dernier carpelle, et les phyllomes successifs de celle-ci étaient toujours séparés par l'angle limite de divergence. A dire vrai, comme le signalait Schoute (1935), leurs données ne sont pas toujours bien probantes, et l'application que Hiepko (1965) a fait ensuite de leurs principes n'emporte pas toujours la conviction : les divergences qu'on peut mesurer sur les figures qu'il donne sont souvent étrangement différentes de l'angle limite, et curieusement irrégulières. Pourtant, il importera d'avoir cette conception présente à l'esprit en étudiant l'ontogénie florale. Elle s'applique parfaitement à *Paeonia* d'après Schoffel (1932) et Hiepko (1964). L'un de nous (Guédès, 1979) a préféré, concernant ce genre, se fonder sur l'interprétation du périanthe en termes de verticilles fondamentalement pentamères. On peut en effet penser que la corolle de ces plantes est pentamère à l'origine et que l'état semi-double qu'elle présente ordinairement est dérivé. Les angles limites entre les pièces de telles fleurs doubles n'en demeurent pas moins très intéressants. D'autres cas de divergence limite entre pièces florales signalés par Schoffel et Hiepko semblent plus douteux. Sattler (1973) n'a pas exclu de son côté la possibilité d'un développement spiral de la corolle de *Ranunculus acris* L., entre les pétales de laquelle, comme entre tous les phyllomes de cette fleur, Schoffel voyait un angle de divergence limite. Le calice, mais aussi l'androcée et le gynécée, et, à basse température, la corolle de *Silene coeli-rosa* (L.) Godr. (Caryophyllacées) se développent de façon spiralée (Lyndon, 1978*a-b*), mais, semble-t-il, avec leur divergence définitive de 144°.

Ces indications rapprochent la fleur du bourgeon végétatif. Si la fleur est un bourgeon sexué, il ne serait pas surprenant qu'elle montre ou ait montré à l'origine des divergences limites entre ses pièces, comme les bourgeons végétatifs. Des modifications de divergence seraient ensuite apparues, l'anthotaxie évoluant pour son compte, liée plus ou moins aux exigences de la pollinisation.

Lors de la transformation d'une fleur en bourgeon végétatif, on peut étudier une série d'intermédiaires entre phyllotaxie florale et végétative. En fait, ce genre d'étude a été très peu abordé. Nous donnons ici quelques indications obtenues par l'un de nous (M. G.) lors de l'examen de fleurs virescentes de *Merremia angustifolia* Hall. (Convolvulacées) qui lui avaient été confiées par J. Miège. Ce matériel n'avait pas paru suffisant pour faire l'objet à ce sujet d'une publication particulière ; il avait surtout permis une étude détaillée du gynécée de cette plante (Guédès, 1968 *b*).

La figure 6/1 représente la développée de l'axe d'une fleur normale, dans laquelle les verticilles sont supposés largement séparés. Les sépales quinconciaux ne sont pas insérés au même niveau, tandis que le sont respectivement les pétales, étamines et carpelles. Les étamines sont dans la fleur secondairement quoique congénitalement unies à la corolle. Les verticilles du périanthe et de l'androcée alternent régulièrement, et les pétales sont unis en entonnoir. Tous les phyllomes sont supposés libres dans la figure. Les feuilles, préfeuilles et sépales ont leurs marges prolongées sur le pédoncule par des crêtes unies deux à deux entre pièces adjacentes. Le pédoncule présente donc cinq crêtes longitudinales. Celles de l'avant-dernier sépale se superposent à celles de la préfeuille inférieure, ici marquée I, celles du dernier sépale, le plus interne, se superposent à peu près à celles de la seconde

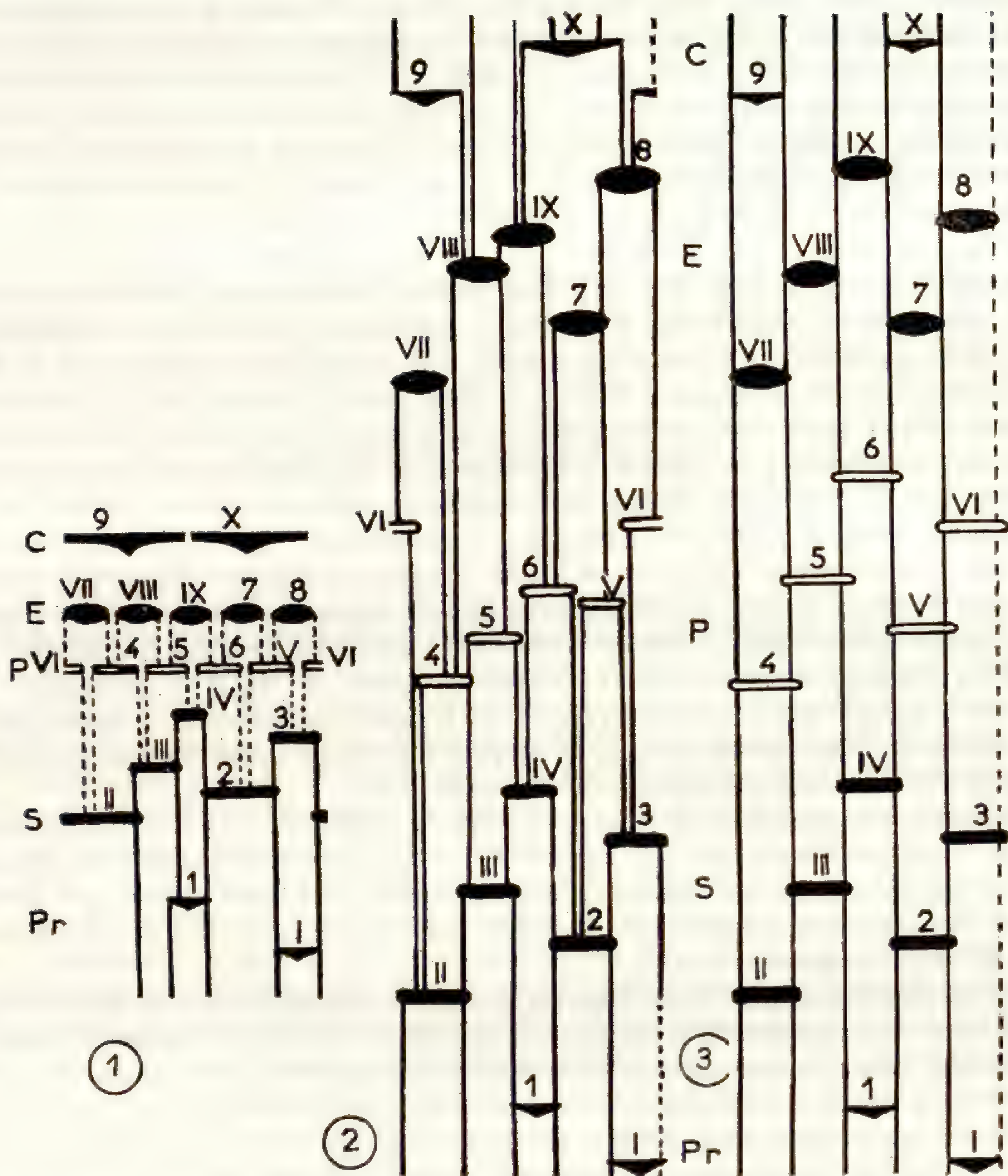


FIG. 6. — *Merremia angustifolia* : 1, Développée d'une fleur normale, à verticilles supposés longuement séparés. 2, Développée d'une fleur phyllodique, partiellement transformée en pousse végétative. 3, Développée d'une fleur phyllodique dont la phyllotaxie est celle d'une pousse végétative.

L'ensemble des phyllomes est noté, selon deux parastiques de contact, *1* à *9* et *I* à *X*. *1* et *I* préfeuilles, *2-3* et *II-IV* sépales, *4-6* et *V-VI* pétales, *7-8* et *VII-IX* étamines, *9* et *X* carpelles. *C* carpelles, *E* étamines, *P* pétales, *Pr* préfeuilles, *S* sépales.

préfeuille (1). Le mode de numérotation des pièces préfoliaires et florales sera expliqué dans un instant.

Dans une fleur fortement virescente fut observée la phyllotaxie que montre la développée de la figure 6/2. Les sépales sont alors foliarisés et insérés à des niveaux bien plus distincts les uns des autres qu'à l'état normal, mais leur position relative demeure la même.

Les crêtes correspondant au sépale supérieur se superposent exactement à celles de la seconde préfeuille (1).

Les pétales sont séparés et foliacés. Ils ne sont pas insérés au même niveau et leur ordre de succession le long de l'axe floral allongé n'est pas exactement celui d'une phyllotaxie spiralée. Deux pétales notés V et 6 sont encore assez nettement alternes avec les sépales sous-jacents, mais les autres pétales sont, chacun, presque superposés à un sépale. Il est remarquable que les feuilles pétalaires 6, V et VI aient leurs deux crêtes adjacentes libres le long des entre-nœuds sous-jacents, et que les feuilles pétalaires 4 et 5 aient l'une de leurs crêtes libre. Bien que correspondant à des pétales normalement unis par leurs marges en une corolle gamopétale, les petites feuilles pétalaires adjacentes sont donc séparées au niveau de leurs crêtes, alors que les feuilles végétatives sont unies par leurs crêtes adjacentes.

Les étamines sont transformées en petites feuilles diplophylles qui sont séparées des pétales et insérées à des niveaux distincts. Leur ordre d'insertion est presque quinconcial, mais l'étamine IX est située en dessous de l'étamine 8 alors qu'elle devrait être au-dessus. Certaines crêtes adjacentes des décurrences staminales sont libres, d'autres unies sur les entre-nœuds sous-jacents. L'étamine VII tend à se placer au-dessus du sépale 4, l'étamine VIII au-dessus du sépale 5, tandis que les trois autres étamines alternent à peu près avec les pétales sous-jacents.

Les deux carpelles foliacés ne sont plus insérés au même niveau, et ne sont plus unis. L'un d'eux, comme dans la fleur normale, a son plan médian au-dessus de l'étamine 7, tandis que l'autre est maintenant inséré de façon à ce que son plan médian soit superposé à l'étamine VII. L'axe floral se prolonge au-dessus des carpelles et porte des feuilles.

Les phyllomes floraux ont été notés le long des deux parastiques de contact qui, dans un système quinconcial, courent en sens inverse de celui de la spirale phyllotaxique. Les pièces de l'une sont notées en chiffres romains, celles de l'autre en chiffres arabes. On voit que tend très clairement à s'instaurer une disposition quinconciale de l'ensemble des pièces, celles de la tige végétative.

Elle se trouve réalisée sur la développée de la figure 6/3. Les diverses pièces de cette fleur très phyllodique forment de petites feuilles encore faciles à distinguer des feuilles végétatives proprement dites. Elles se succèdent maintenant dans l'ordre voulu le long des deux parastiques. Les étamines, pétales et sépales sont parfaitement superposés sur cinq orthostiques et les crêtes adjacentes qui prolongent leurs zones d'insertion sont unies. Les carpelles ont maintenant une insertion aussi étroite que celle des autres phyllomes, et ils sont superposés aux étamines VII et 7, c'est-à-dire aux sépales II et 2.

Si l'on examine sur un diagramme (fig. 7) les modifications angulaires nécessaires pour que soit acquise la disposition végétative, on voit que les pétales ont dû se superposer aux sépales, la pièce 4 occupant la position 4′ etc. ; les étamines sont demeurées en place, de même que le carpelle adaxial X, tandis que le carpelle abaxial 9 venait se superposer à l'étamine VII. Ces modifications angulaires correspondent aux prosenthèses de la théorie phyllotaxique classique, lesquelles ne sont donc pas de pures arguties. Lorsque se forme un calice, sont encore actifs les mécanismes inconnus qui déterminent la position des pièces dans une phyllotaxie quinconciale. Au moment de la formation de la corolle se produit un phénomène non moins inconnu dont l'existence est très certaine pourtant, puisque les pièces ne continuent pas de se placer en ordre quinconcial : les pétales se développent le plus souvent ensemble et, c'est surtout le fait intéressant, alternent avec les sépales. Lorsque l'impul-

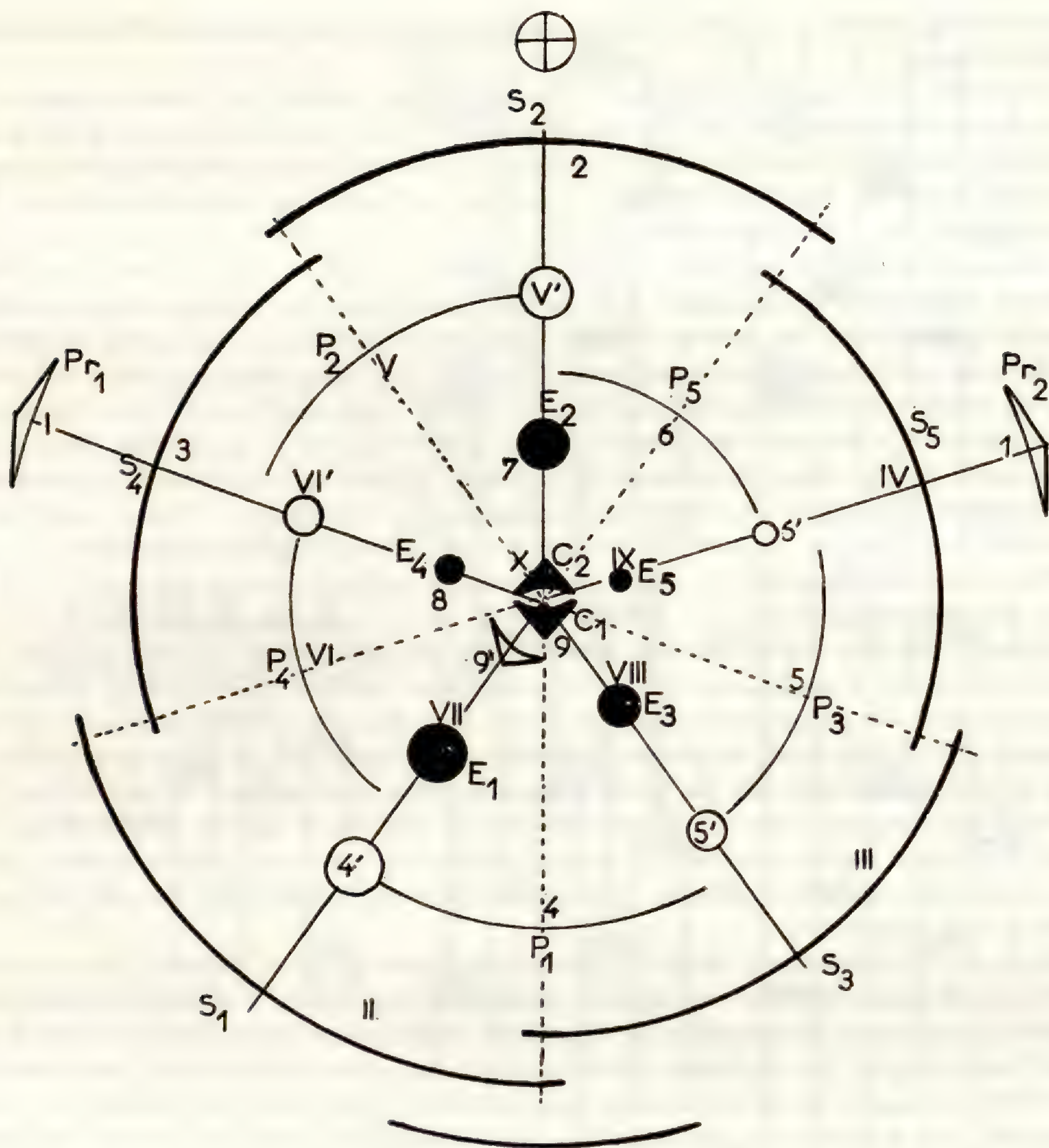


Fig. 7. — *Merremia angustifolia* : Diagramme de la fleur normale avec indication des positions prises par les pétales (*4'-6'*, *V'-VI'*) et le carpelle inférieur (*9'*) dans les fleurs phyllodiques, où la phyllotaxie devient végétative. Mêmes notations que dans la figure précédente, avec en plus Pr_1-Pr_2 préfeuilles, S_1-S_5 sépales, P_1-P_5 pétales, E_1-E_5 étamines, C_1-C_2 carpelles.

sion végétative est donnée à l'apex floral par divers agents, ici sans doute par des mycoplasmes, cette prosenthèse ne se manifeste plus qu'à demi et l'on voit certains pétales se superposer à des sépales, puis elle ne se manifeste plus du tout. Il serait absurde de nier l'existence d'un processus prosenthétique, puisque ce serait admettre qu'une modification phyllotaxique dont nul ne contestera l'existence est en effet sans cause. Lyndon (1978*b*) a du reste donné de subtiles hypothèses sur les facteurs déterminant la position des pièces florales de *Silene coeli-rosa*.

Le pétale de *Ranunculus repens* L. et son écaille nectarifère

Le *Ranunculus repens* présente des pétales normalement diplophylles, munis d'un très court onglet unifacial que prolonge dorsalement la lame pétalaire, et porteur ventralement d'une zone transverse faite de la confluence des marges de cette dernière. La zone transverse prolifère en la petite lame abritant le nectaire du pétale (fig. 8/1).

Traité par le 2.4-D, ce pétale fournit d'intéressantes modifications de sa lame ventrale nectarifère. Tandis que sa lame principale, dorsale, devient plus étroite (fig. 8/2), sa lame ventrale devient involutée (fig. 9/1) puis soude ses marges latérales, maintenant ventrales, de sorte que se réalise un cornet. Les figures 8 et 9 donnent plusieurs exemples de ces scyphies formées à partir de l'écaille nectarifère. Comme celle-ci présentait du côté interne, vers lequel elle s'est enroulée, sa face morphologiquement dorsale, c'est cette face qui tapisse l'intérieur du cornet. De plus, la région médiane de l'écaille originelle produit vers l'intérieur, c'est-à-dire du côté de la face morphologiquement dorsale, un appendice (fig. 9/1-4) qui peut lui-même prendre la forme d'une petite scyphie (fig. 8/3). Cette scyphie mériphylle semble provenir d'une invagination de la région apicale de l'écaille suivant un processus schématisé par la figure 8/4, qu'on rapprochera de la figure 8/2, pétale I. C'est ici une lame ventrale d'organe diplophylle, formée elle-même de l'union de deux lobes de la lame principale dorsale, qui engendre la scyphie mériphylle. Cette dernière présente souvent à son tour un appendice marginal (fig. 9/6) qui, peut-être, serait susceptible de se développer en scyphie mériphylle de second ordre.

Ces écailles nectarifères si curieuses et relativement si volumineuses reçoivent un faisceau vasculaire complexe de l'onglet pétalaire, alors que les écailles normales ne sont pas vascularisées. L'orientation de ce faisceau est inverse vers le bas (fig. 9/9), ce qui est normal s'agissant de la lame ventrale d'un phyllome diplophylle, puis le faisceau tend à devenir centrique, à bois externe (hadrocentrique, fig. 9/3), ce qui reflète l'enroulement de la lame nectarifère vers l'intérieur. L'orientation de ce petit faisceau n'est cependant pas toujours nette, et il peut être centrique à liber externe (leptocentrique, fig. 9/7). D'autre part, la lame nectarifère scyphiée et la scyphie mériphylle qu'elle porte sont plus ou moins adnées à la lame principale, dorsale, du pétale.

Ces modifications sont purement tératologiques. Certains *Ranunculus* possèdent bien des structures nectarifères en forme de cornet, mais elles n'ont pas même signification que la scyphie ventrale décrite ici. Par contre, le mouvement d'involution de la lame ventrale que nous avons trouvé se rencontre souvent dans les étamines virescentes ou pétaloïdes (Jäger, 1961, voir aussi plus loin le cas des étamines de Narcisse), où il s'accompagne d'une involution de la lame dorsale qui n'intervient pas dans le cas présent, parce que sans doute la lame nectarifère est chez *Ranunculus* presque totalement séparée de la lame principale (dorsale).

Les sépales et pétales des fleurs « doubles » de *Clarkia* aff. *pulchella* Pursh.

Les *Clarkia* cultivés proches de *C. pulchella* diffèrent souvent des *C. pulchella* sauvages, en particulier parce que leurs pétales ne présentent pas les appendices stipulaires de l'onglet qui caractérisent ceux de cette espèce. On a pensé que certains *Clarkia* horticoles sont des hybrides de *C. pulchella* et *C. unguiculata* Lindl. (*C. elegans* Dougl., voir Bailey, 1949). *C. unguiculata* n'a pas de stipules pétalaires, et c'est à de tels hybrides que doivent peut-

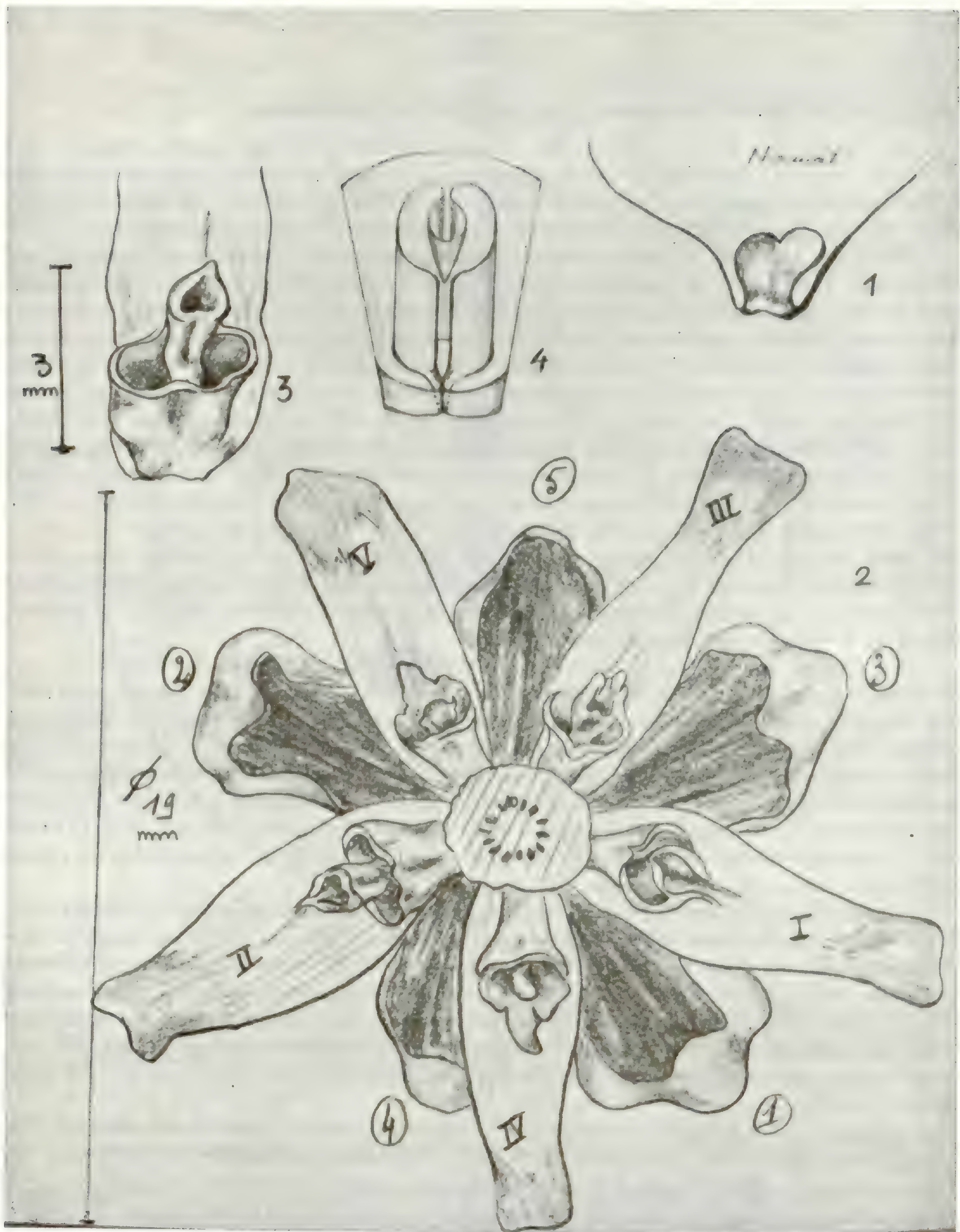


Fig. 8. — *Ranunculus repens* : 1, Base d'un pétale normal, vue ventrale. 2, Fleur d'une plante traitée par le 2.4-D. Pétales réduits à écailles nectarifères scyphiées. 3, Détail d'une écaille nectarifère scyphiée porteuse elle-même d'une scyphie. (Voir texte.) 4, Schéma interprétatif de l'écaille précédente. En 2, les sépales sont notés en chiffres romains suivant leur ordre quinconcial, et les pétales en chiffres arabes selon un pareil ordre supposé.

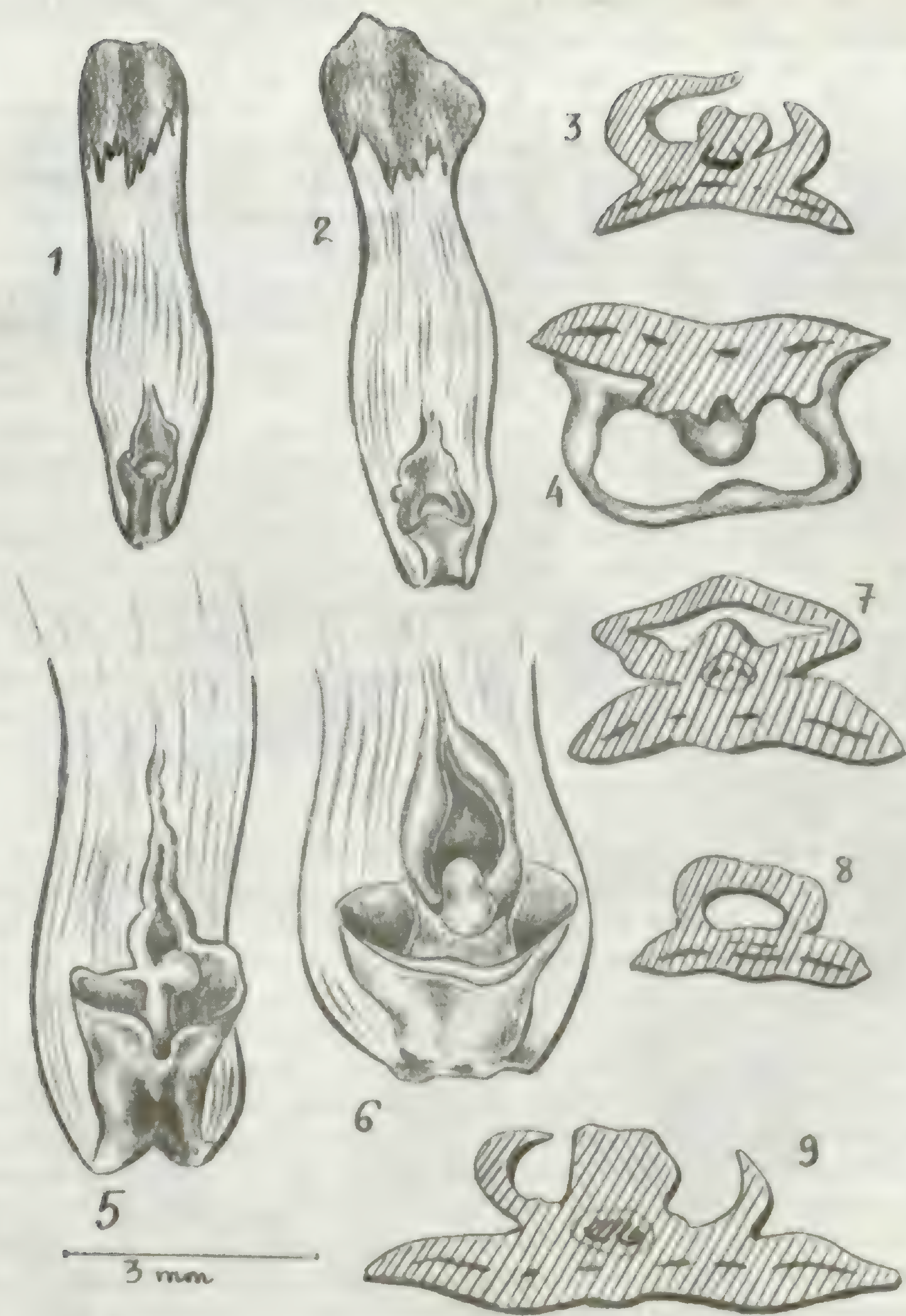


FIG. 9. — *Ranunculus repens* : 1-2, Pétales à écaille nectarifère scyphiée renfermant une protubérance. 3-4, Coupes transversales de pétales au niveau de telles écailles. La face ventrale est vers le haut en 3, vers le bas en 4. 5-6, L'écaille nectarifère scyphiée renferme une scyphie abritant une protubérance. La scyphie interne est adnée au pétale. 7-9, Coupes transversales dans des pétales au niveau de scyphies formées par leur écailles nectarifères. (Voir texte.) Le bois des faisceaux est représenté par des arcs noirs. Le faisceau irriguant la scyphie est inversé en 9 (liber hachuré), le liber n'est pas figuré dans les autres coupes.

être être rapportées les plantes décrites ici, dont les pétales ont un limbe trilobé comme celui de *C. pulchella*, mais un onglet sans stipules.

La duplicature des fleurs de ces plantes n'intervient pas par apparition de pétales surnuméraires ou issus de la transformation d'étamines, ni par dédoublement des pétales normaux, qui conduirait à l'apparition d'un faisceau de pétales à la place d'un seul, à la manière de ce qu'on trouve chez les Fuschias et les Œillets, mais par hypertrophie particulière des pétales dont les marges deviennent laciniées en nombreux lobes. Ce processus n'est pas du reste essentiellement distinct du dédoublement, puisque les lobes sont potentiellement aptes à prendre la forme de pétales entiers, comme les folioles le sont à prendre celle de feuilles entières. Les sépales de *Clarkia* peuvent aussi contribuer à la duplicature, étant alors modifiés à la manière des pétales.

Les pétales des fleurs simples ont un onglet bifacial de forme banale et leur limbe est formé d'une lame principale médiane et de deux lobes latéraux (fig. 10/1), qui sont d'abord reployés vers l'intérieur (fig. 10/2). Il peut y avoir un second lobe distal au moins d'un côté (fig. 10/3).

L'étroit onglet devient volontiers unifacial, avec apparition de zones transverses en bas et en haut. Le pétale forme une simple scyphie lorsque ses deux lobes sont unis au limbe et entre eux ventralement, l'onglet étant unifacial (fig. 10/9). Les marges de cette scyphie, ou les lobes isolés, développent souvent des sortes d'étroites folioles pétaloïdes (fig. 10/5-6) qui peuvent aussi apparaître sur la surface de la lame pétalaire (fig. 10/6-8). Dans ce dernier cas il semble, en réalité, y avoir plissement de cette lame qui isole ventralement un petit segment marginal et se reconstitue immédiatement par une suture, tout à fait à la manière de ce que nous avons vu dans certaines feuilles de *Pelargonium* × *hortorum* (fig. 5/6).

Dans les pétales des fleurs doubles, l'onglet peut être bifacial (fig. 11/1) ou unifacial (fig. 11/2-3). La marge est très divisée en lobes pétalins, qui sont aussi portés par la zone transverse supérieure de l'onglet si celui-ci est unifacial. Dans le cas de la figure 11/3, l'onglet est extrêmement court, mais sa zone transverse supérieure n'en est pas moins manifeste et porte un long et étroit lobe médio-ventral. Des lobes laminaux ventraux se forment aussi par le processus de pincement auquel il a été fait allusion. Une crête médio-ventrale est très fréquente sur le limbe de ces pétales, et porte aussi des laciniures. Elle semble avoir une origine mixte. Comme les proliférations laminales latérales, elle peut provenir d'un pincement apical intervenu de bonne heure dans l'ontogénie et ayant fait passer vers le côté ventral une sorte de scyphie aplatie qui est la crête en question. C'est ce que semble indiquer la morphologie de l'apex du pétale de la figure 12/3, qui montre comme une involution des deux zones latérales au-dessus de la région médiane (flèche). D'un autre côté, il n'est pas impossible que la crête soit une production de la zone transverse qui marque le sommet de l'onglet, production qui se trouverait adnée à la nervure médiane (fig. 11/9). Le second processus semble même le plus général, car les rapports entre crête ventrale et plissement apical médian n'ont pu être mis en évidence par l'étude ontogénique (voir plus bas).

On notera que les marges inférieures du pétale de la figure 11/1, dont l'onglet est bifacial, s'étalent en une base pétalaire dont l'insertion se fait suivant un arc sur le tube floral. Les épaulements de cette zone, sous l'onglet proprement dit, développent eux aussi des lobe pétalins qui sont des sortes de stipules.

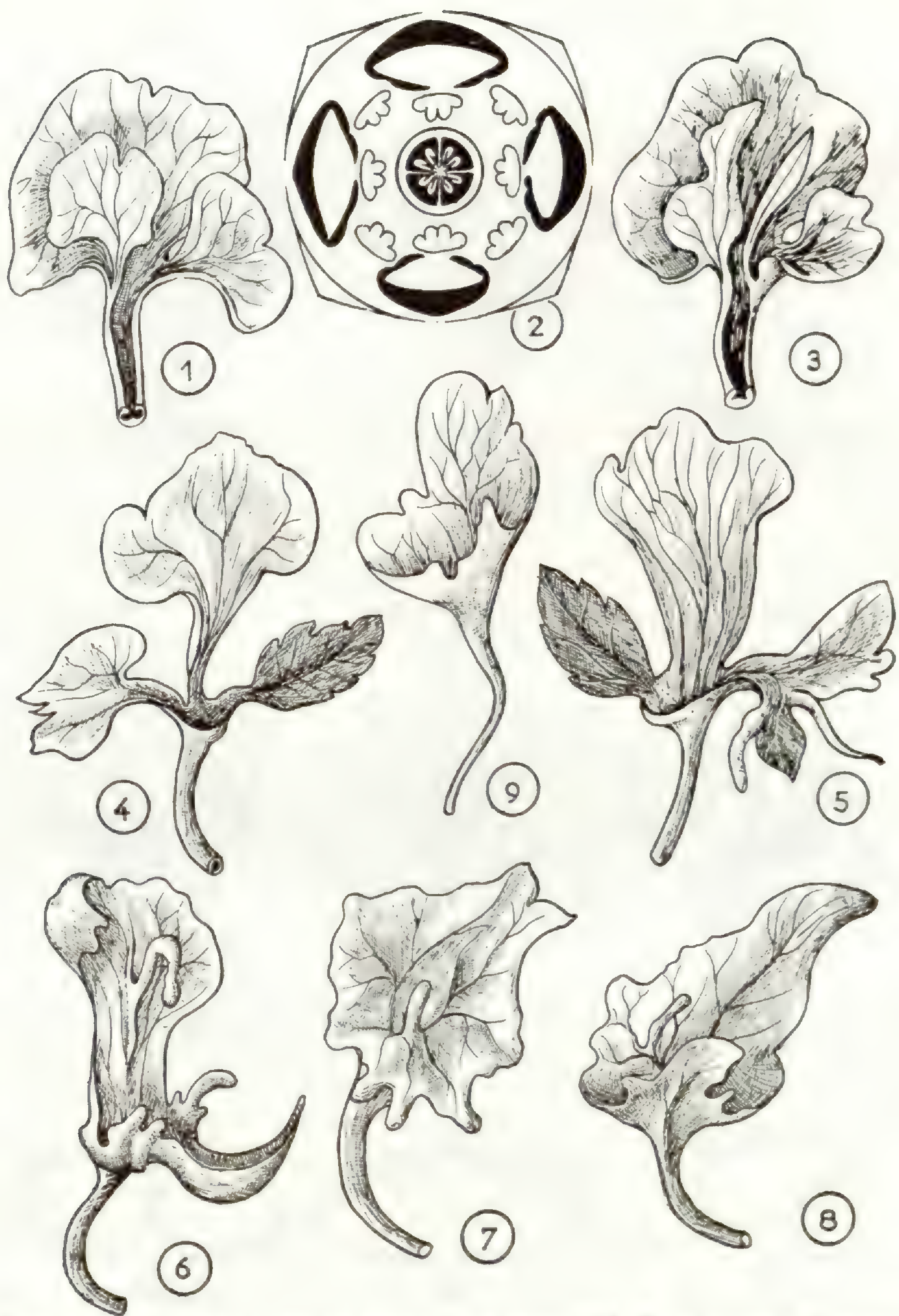


Fig. 10. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1, Pétale normal, vue ventrale. 2, Fleur normale, diagramme. 3, Pétale à deux lobes à droite. 4-9, Pétales à onglet unifacial, lobés ou non au niveau de leur limbe, avec en 6-8 des protubérances laminales ventrales (voir texte). Les pièces 3-9 sont vues ventralement.

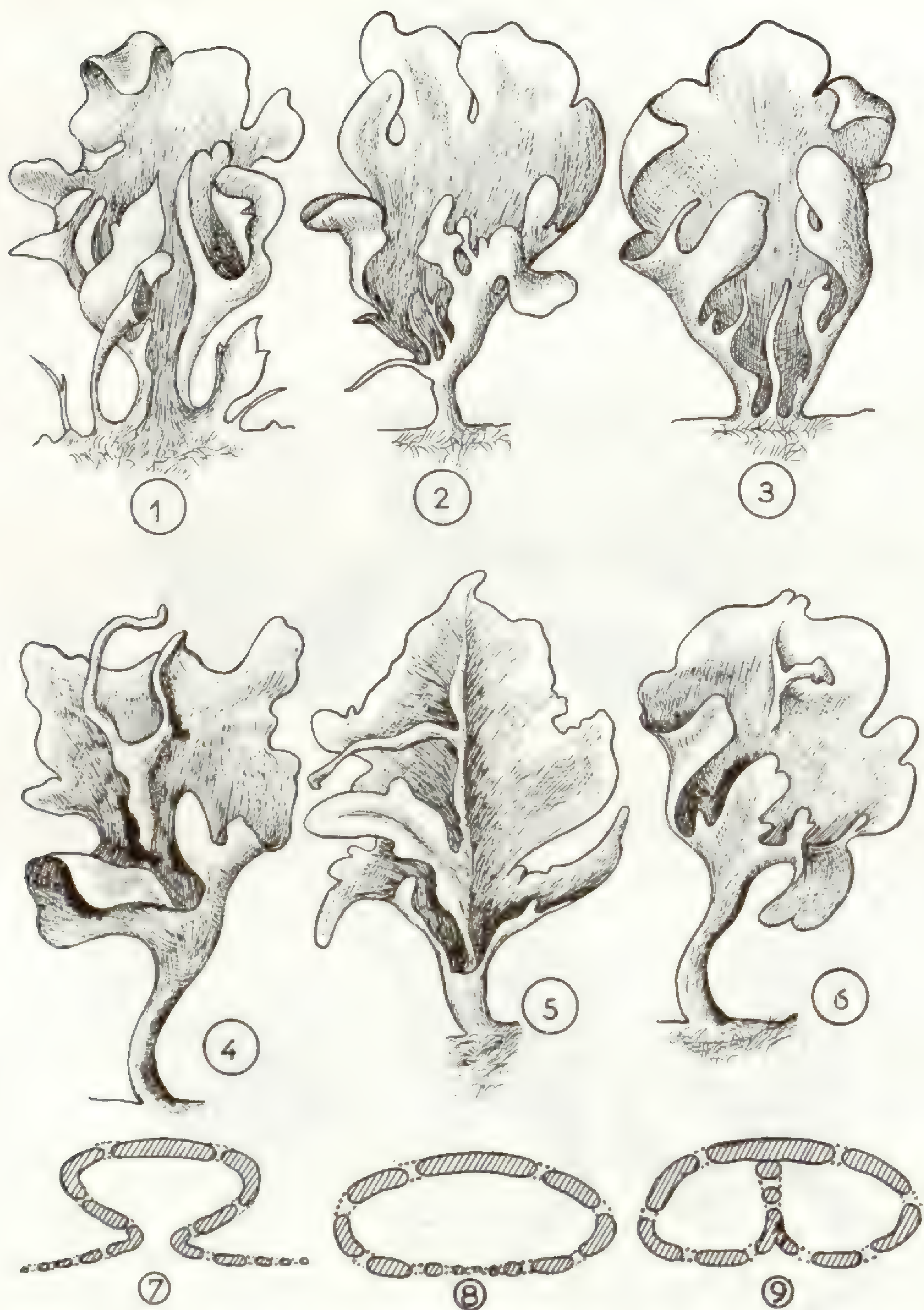


FIG. 11. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1-6, Pétales de fleurs « doubles », en vue ventrale. Onglet unifacial sauf en 1. (Voir texte.) 7-9, Schéma de divers pétales de fleurs doubles ; coupes transversales. La lame pétalaire est figurée par des zones hachurées jointes par des pointillés, pour montrer sa division marginale en lobes. 7 correspond à un pétale du type de celui de 1, 8 correspond au type de 2, et 9 à des pétales munis d'une crête médio-ventrale longitudinale issue de la zone transverse (4-6).

Les sépales des fleurs doubles peuvent aussi produire de tels lobes sur leurs marges (fig. 12/2). Ils deviennent souvent unifaciaux à leur base, mais sans former d'onglet bien distinct. La zone transverse supérieure limitant leur portion unifaciale se trouve en effet pratiquement au niveau d'insertion du sépale sur le tube floral. L'onglet est massif et extrêmement court. Le remploiement vers l'intérieur des marges sépalaires n'en est pas moins facile à constater (fig. 12/1-2, 14/2). On peut aussi penser que l'onglet sépalaire, loin en vérité d'être réduit à presque rien, est partie intégrante du tube floral. Il est possible qu'il soit toujours unifacial, même dans les fleurs normales, mais que cette unifacialité soit masquée par son intégration au tube et la non-prolifération de sa zone transverse supérieure. Toujours est-il que cette dernière apparaît et développe souvent des lobes pétalins dans les fleurs doubles (fig. 12/1).

La figure 10/2 représente le diagramme d'une fleur normale. L'androcée a été supposé diplostémone. Il est classiquement considéré comme obdiplostémone chez les Onagracées, mais il faut bien voir que l'insertion des étamines sur le tube, au niveau de laquelle l'obdiplostémonie n'est d'ailleurs pas très nette, n'est pas l'insertion vraie, laquelle se fait évidemment au niveau du réceptacle proprement dit. Comme dans cette famille, les sépales et leurs étamines opposées reçoivent leur vascularisation à un niveau inférieur à celui où s'isolent les faisceaux des pétales et étamines épipétales, il n'est peut-être pas interdit de penser que les fleurs y sont en réalité diplostémones. Les figures 13/1-4 montrent des coupes de fleurs doubles à sépales et pétales porteurs de lobes pétaloïdes, et la figure 14/2 donne le diagramme d'une telle fleur. La figure 14/1 représente le bouton d'une fleur double, tandis que les figures 14/3-9 montrent les stades de l'ontogénie des pétales de ces fleurs doubles et s'interprètent par les schémas des figures 13/5-9. Les lobes marginaux se développent de façon basipète de part et d'autre du lobe médian, ils sont notés 1, 2, 3, 4 ; 1', 2', 3', 4'. Entre eux se forment des pincements intercalaires a, a', b, b'. On n'a pas figuré de pincement apical, car il n'en a pas été observé dans les primordiums. Les lobes principaux, après s'être formés le long des marges latérales du primordium, apparaissent sur la marge de la zone transverse supérieure de son onglet, puis un lobe mixte 5-5' se forme sur et de part et d'autre du point d'union des marges latérales qui constituent celle de la zone transverse. Il correspond à une foliole transverse, qui peut être adnée à la région médio-ventrale de la lame pétalaire, et participer à la formation de la crête longitudinale. Il peut se faire qu'un lobe formé par l'un des côtés seulement de la zone transverse soit adné à la lame pétalaire. Souvent aussi des lobes principaux et intermédiaires se forment sur la zone transverse sans qu'aucun soit emporté sur la face ventrale du pétale (fig. 14/7-9 et diagramme de la figure 14/2). Il y a fréquemment alors, au niveau de la zone transverse, enroulement des marges droite et gauche vers l'intérieur, à la façon de ce que nous avons signalé dans les feuilles de *Pelargonium* (fig. 14/2 et 9, en 2 avec (pétale supérieur gauche) ou sans (pétales inférieurs) formation d'un lobe ventro-médian, marqué d'une flèche).

Il est à remarquer que les lobes pétaloïdes peuvent être très nombreux et condensés au niveau de la marge, surtout celle de la zone transverse (fig. 14/9). Ils donnent alors l'impression de ne plus être tout à fait marginaux, parce que la marge qui les porte est ondulée de façon complexe. La disposition des lobes rappelle alors celle des ovules sur un placenta.

Goebel (1886) a brièvement étudié des fleurs doubles de *Clarkia* et admis que la région médio-dorsale de leurs pétales peut développer des lobes pétaloïdes (fig. 14/10). Nous

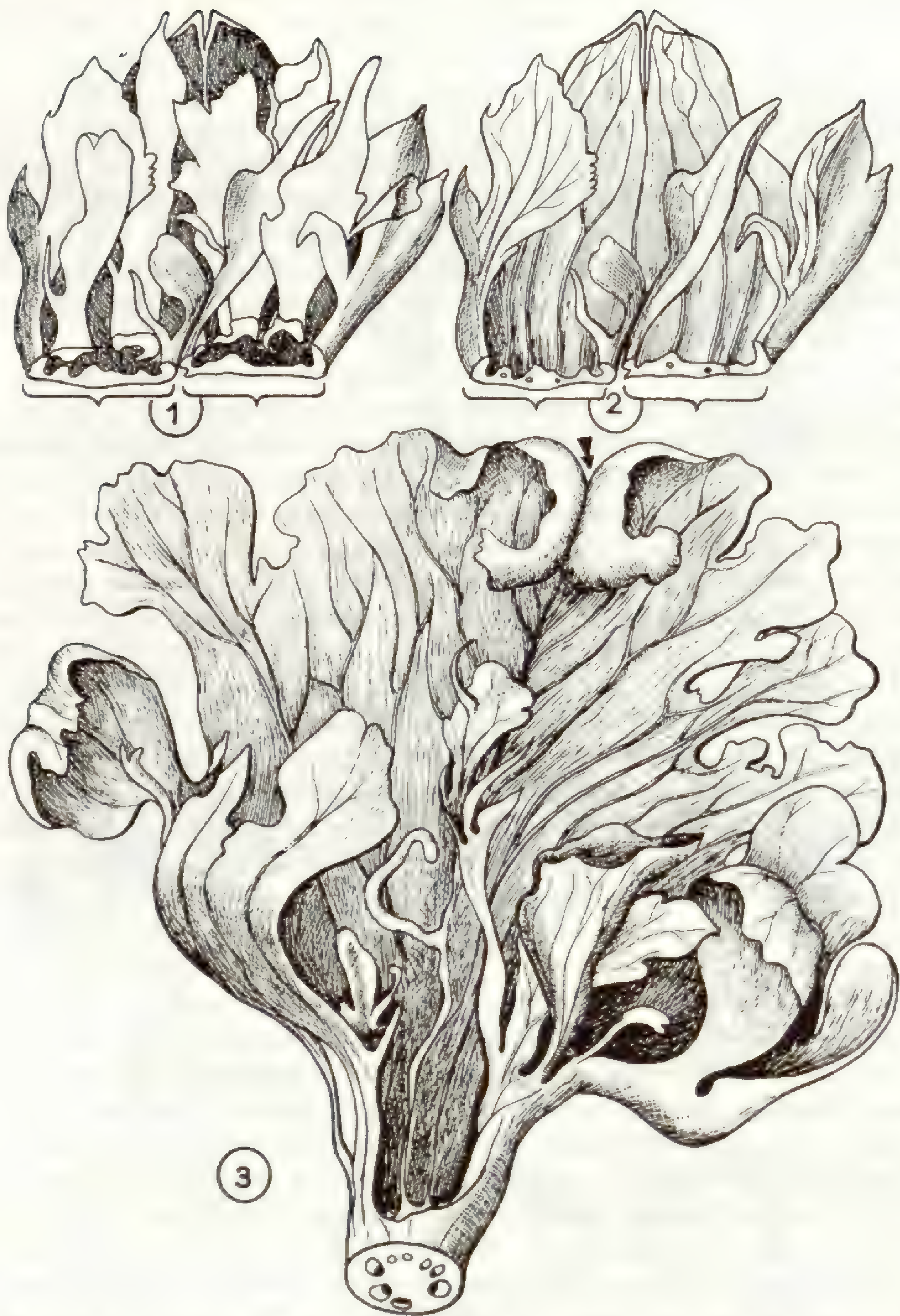


Fig. 12. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1-2, Sépales de fleurs doubles, en partie unis deux à deux submarginalement. Dans chaque couple, chaque sépale est marqué d'une accolade. Les sépales en 1 ont un très court onglet unifacial, supprimé sur la figure, de sorte que les lobes de la lame antérieure ne paraissent pas continus avec le reste du phyllome. Ces lobes sont pétaloïdes, comme le sont les bords des sépales proprement dits. Parties pétaloïdes en blanc. 3, Pétale d'une fleur double. Formation d'une scyphie mériphylle en bas à droite ; crête médio-ventrale issue de la zone transverse ; involution des marges supérieures après dichotomie terminale (flèche).

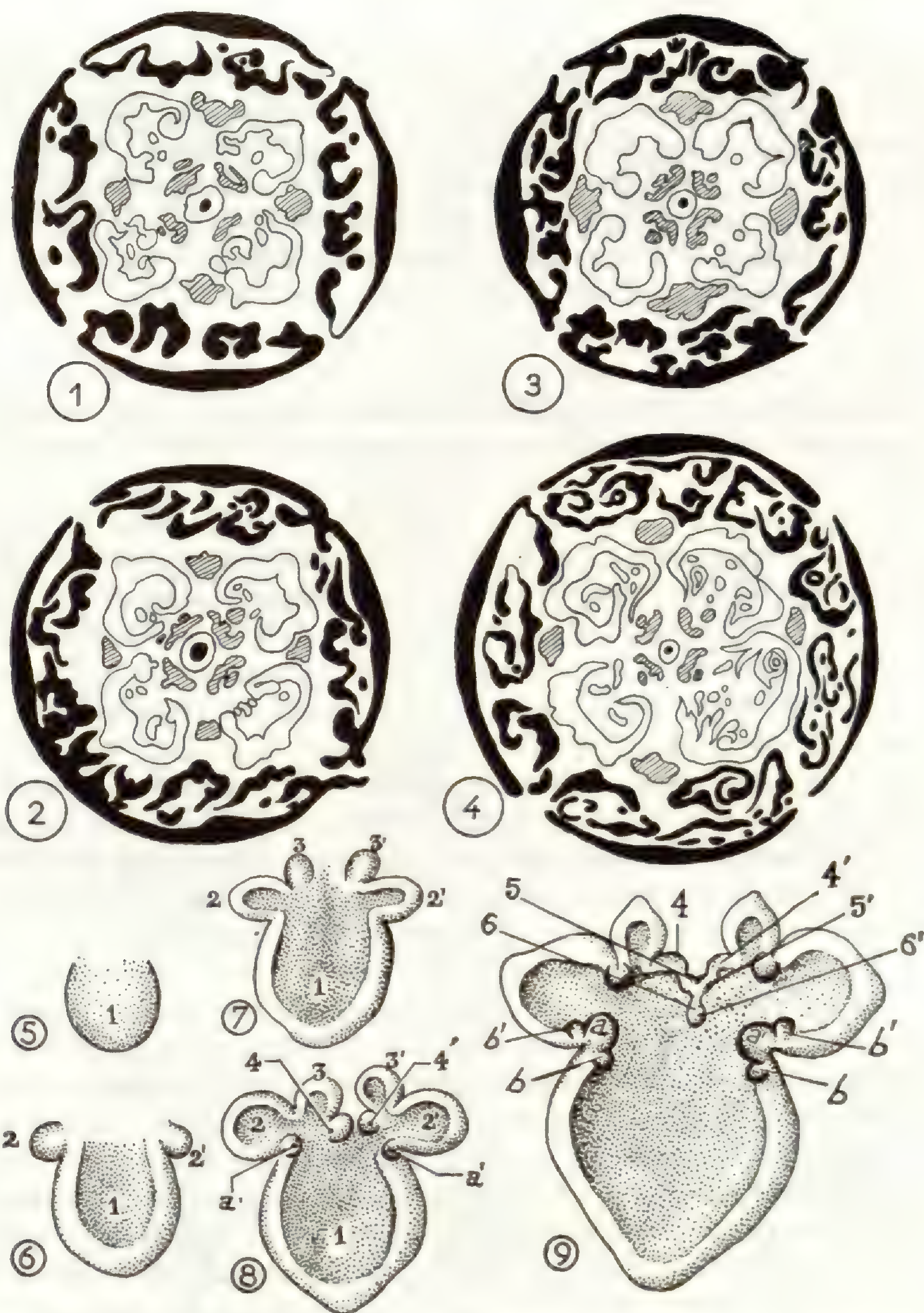


Fig. 13. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1-4, Coupes de fleurs doubles. Sépales en noir, pétales en blanc, étamines hachurées. 5-9, Schémas de l'ontogenèse des pétales lobés des fleurs doubles. Le lobe principal médian est noté 1, les lobes latéraux 2-4, 2'-4'. Le lobe 5-5' se développe sur la zone transverse dominant l'onglet : il est mixte. Le lobe 6-6', mixte aussi, est emporté sur la nervure médio-ventrale et forme la crête ventrale. *a*, *b*, *a'*, *b'* lobes intermédiaires. Vue de dessus, apex en bas.

n'avons pas rencontré cette disposition, et il se pourrait que GOEBEL ait alors pris pour des lobes pétalins des lobes qui appartenaient en fait aux zones transverses des sépales adjacents aux pétales qu'il considérait (voir fig. 14/2).

Les lobes formés par les sépales et pétales sont des sortes de folioles, et les folioles prennent volontiers la forme de phyllomes entiers. Dans une fleur, il est normal qu'elle prennent celle de phyllomes sexués. Effectivement, les lobes portés par les pétales deviennent assez souvent des étamines foliolaires. Le pétale tend ainsi à former un faisceau staminal du type de ceux qui constituent les androcées normaux à polymérie secondaire (GUÉDÈS, 1979), où les étamines ont subi un dédoublement (Dilléniacées, Clusiacées, Malvacées, etc.).

Le pétale de la figure 15/1 présente un lobe antéro-latéral transformé en anthère, celui de la figure 15/2 a deux lobes anthéraux de cette sorte portés par sa zone transverse. Dans la figure 15/3 (vue de profil), la zone transverse a donné naissance à une seule anthère en position de foliole transverse médio-ventrale. Dans la figure 15/4, un petit lobe médian est transformé en anthère, de même que dans la figure 15/5, où ce lobe est prolongé par un appendice tel que celui qui existe chez diverses anthères normales d'autres espèces. Les pétales des figures 15/6-7 ont un limbe divisé en trois pièces, comme il est normal et la médiane a formé une anthère, tandis que les latérales sont pollinifères sur une ou deux marges. Ces pétales semblent alors diplophylles, et le lobe médian de leur lame postérieure forme avec leur lame antérieure (portée par la zone transverse supérieure de son onglet unifacial) une anthère banale. De plus, dans la figure 15/7, la lame postérieure a différencié des sacs polliniques sur une partie des marges de ses lobes latéraux, une demi-anthère étant ainsi assez bien formée à droite, avec ses deux sacs polliniques. Dans la figure 15/6, le lobe postérieur latéral de droite a une marge pollinifère en bas, là où il se continue avec la lame ventrale. A gauche sur cette figure, le lobe latéral postérieur porte un sac pollinique sur sa marge supérieure. La pièce de la figure 15/6 possède aussi des appendices apparemment laminaux dont la localisation s'explique par les pincements des marges de la lame pétalaire dont nous avons déjà parlé. Celui de gauche est dorsal, ce qui est exceptionnel : le lobule isolé par pincement est passé alors du côté dorsal et non plus ventral.

Les pièces des figures 15/8-11 sont plus sexualisées, leurs portions pétaloïdes sont réduites, mais leur signification est la même : ce sont des phyllomes simples porteurs de plusieurs anthères. Dans la figure 15/9, par exemple, la lame principale, dorsale, d'un pétale a formé deux lobes égaux transformés en anthères, et la zone transverse de ce pétale a produit deux autres lobes anthéraux de même taille entre eux et plus petits que les précédents. Dans la figure 15/8 se voit une anthère apparemment laminale : elle résulte sans doute de la transformation staminale d'un lobule passé du côté dorsal par suite d'un pincement de la lame suivi de suture. La pièce figurée en 15/11 est un pétale transformé en étamine dont un double lobe latéral, fait d'un lobe de la lame postérieure (dorsale) adné à un lobe de la lame ventrale (antérieure), constitue une petite anthère surnuméraire.

Lorsque des anthères se forment à partir de lobes de la lame principale d'un pétale ou de sa zone transverse, il s'agit en somme de scyphies mériphylles particulières, puisque ces anthères sont diplophylles et que la diplophyllie n'est qu'une scyphiation particulière (voir TROLL, 1939 ; GUÉDÈS, 1979).

Si l'existence de lobules dorsaux est exceptionnelle chez les pétales, les étamines épipétales des fleurs doubles dont le filet est souvent aplati, et qui sont fertiles à la différence de celles des *Clarkia pulchella* sauvages, présentent au contraire fréquemment un

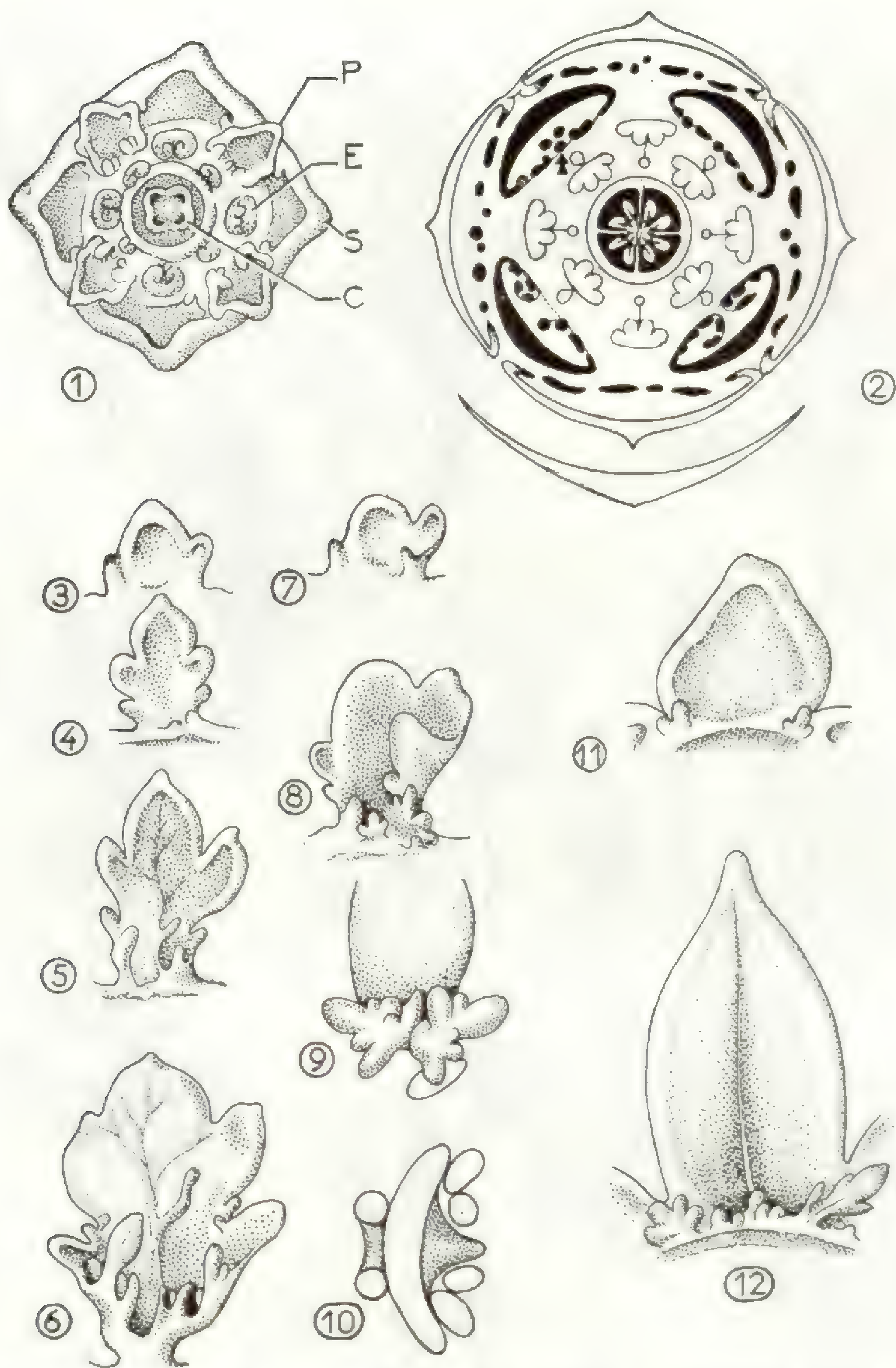


Fig. 14. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1, Bouton d'une fleur double. 2, Diagramme d'une fleur double. Sépales en blanc, pétales en noir, étamines en blanc. 3-6, Développement d'un pétale de fleur double, vue ventrale. Comparer aux figures 13/5-9. 7-9, Développement d'un pétale de fleur double à nombreux lobes au niveau de la zone transverse. 10, D'après Goebel (1886). Coupe transversale schématique d'un pétale de fleur double. (Voir texte.) Les lobes dorsaux appartenaient probablement aux sépales adjacents. 11-12, Développement d'un sépale de fleur double. Dans les séries 3-6, 7-9, 11-12, les stades sont empruntés à des pièces différentes. *C* carpelle, *É* étamine, *P* pétale, *S* sépale.

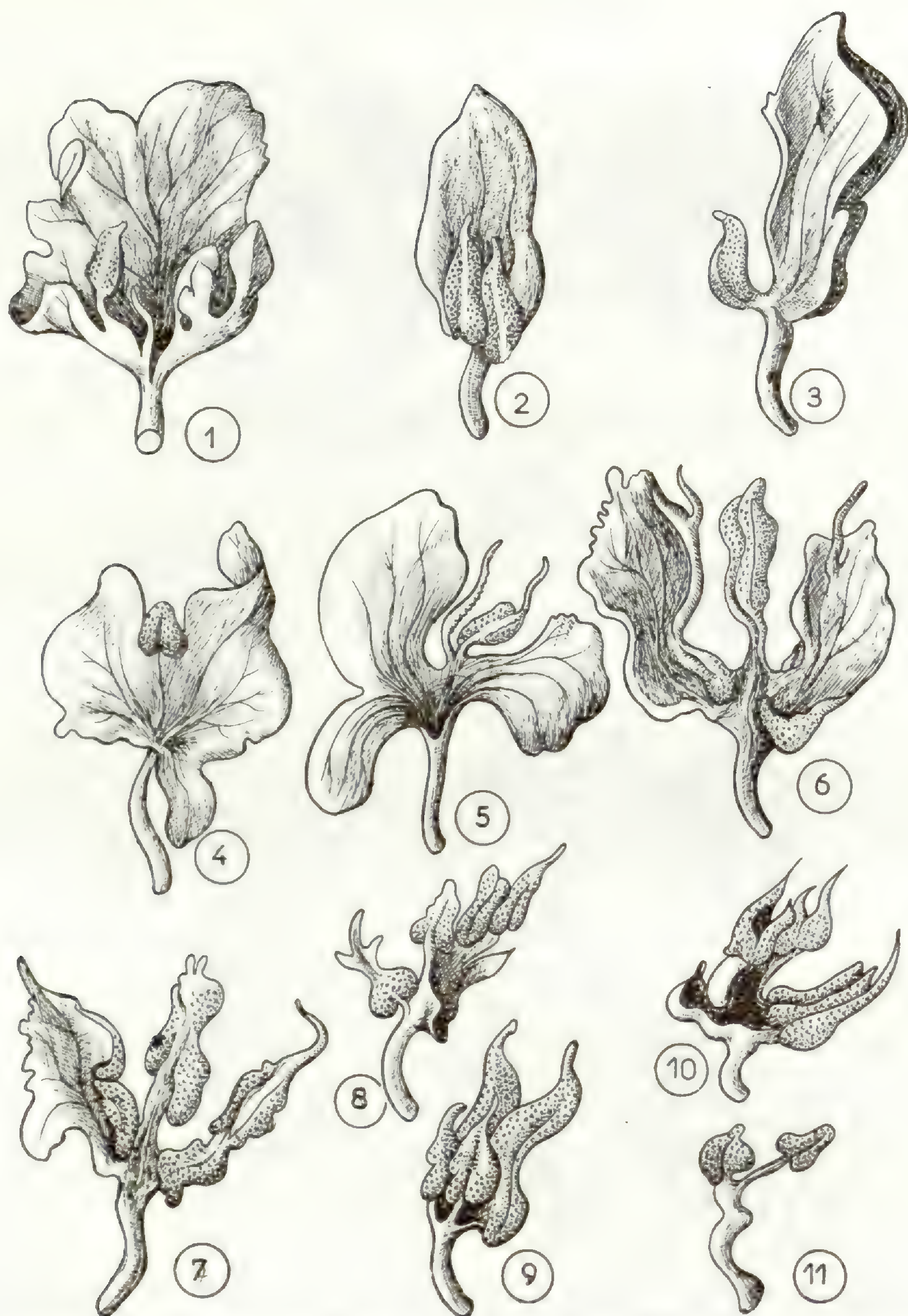


Fig. 15. — *Clarkia* aff. *puchella* : 1-11, Pétales de fleurs doubles à onglet unifacial et dont un ou plusieurs lobes sont devenus de petites étamines. (Voir texte.) Vues ventrales, sauf 3, en vue latérale.

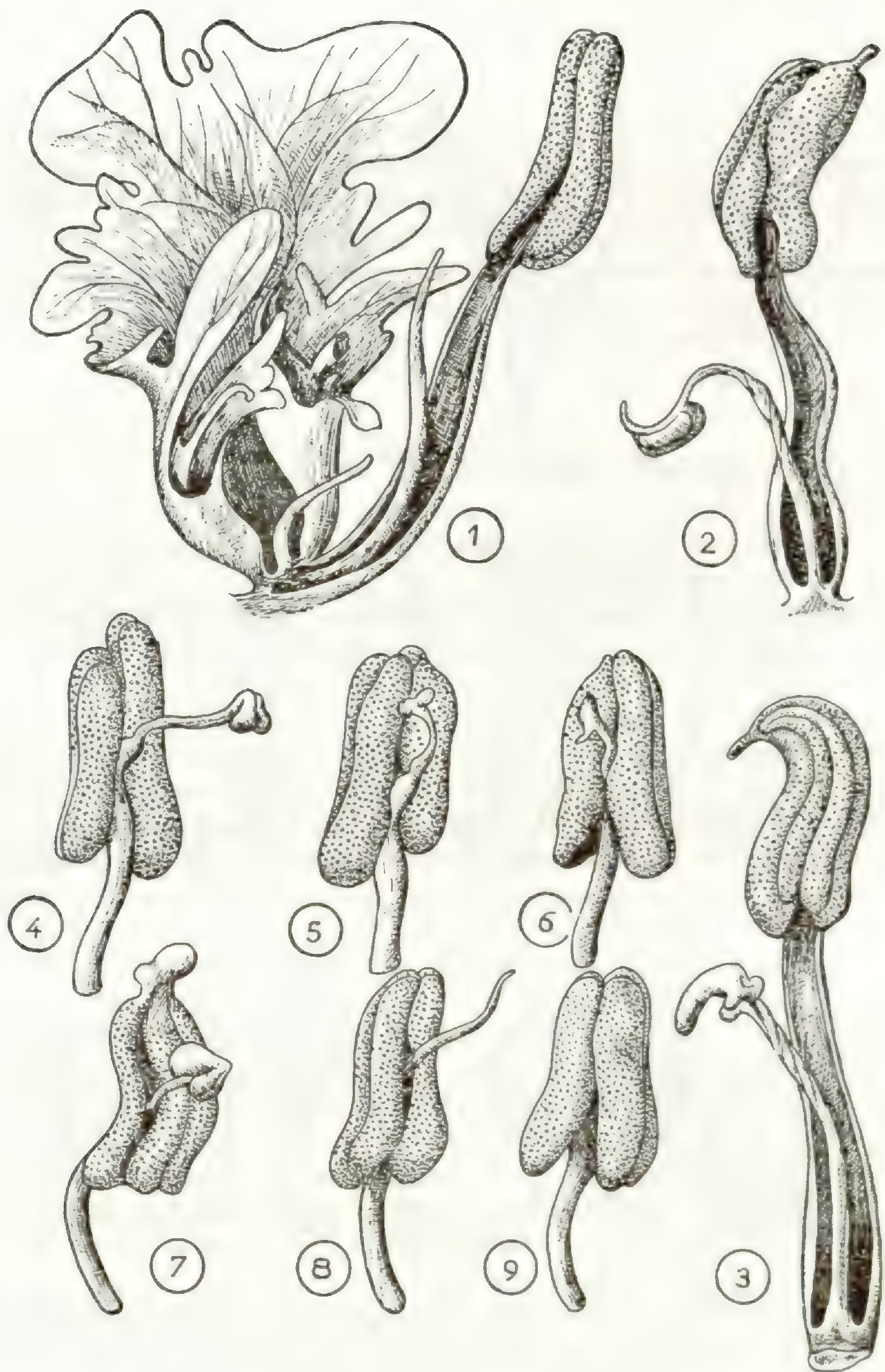


FIG. 16. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1, Pétale et étamine épipétale d'une fleur double. 2-3, Transformation en étamine de l'appendice dorsal d'une étamine épipétale (2) et de l'appendice ventral d'une étamine épisépale (4). 4-8, Appendices anthéraux parfois transformés en anthères plus ou moins nettes. 9, Anthère normale.

appendice médio-dorsal basal, inexistant chez *C. pulchella* (fig. 14/2, 16/1-2). Les étamines épisépales, quant à elles, montrent un appendice sub-basal et ventral qui semble bien être une stipule médiane. Il correspond à celui qui, chez les *Clarkia pulchella* sauvages, est généralement bifide comme il convient à une stipule médiane, bivalente, et dont les marges se prolongent par deux côtes velues sur l'intérieur du tube floral. Ces deux côtes semblent évidemment être les marges de la base staminale bifaciale, adnée au tube floral. La stipule médiane de ces étamines, comme l'appendice dorsal des étamines épipétales, peut devenir une petite étamine surnuméraire (fig. 16/2-3), le filet de l'étamine épisépale étant alors lui aussi aplati.

Les étamines peuvent enfin porter des appendices au niveau de leurs anthères (fig. 16/4-8), et ces appendices peuvent se terminer en petites anthères. Ce sont des sortes de scyphies mériphylles insérées du côté morphologiquement dorsal, le seul apparent, d'une anthère diplophylle, et isolées sans doute de la même manière que les éléments correspondants des pétales tératologiques.

Pétale, étamine et carpelle chez *Ranunculus auricomus* L.

Nous apportons quelques compléments à l'étude de Baum (1952) sur les intermédiaires entre pétales et étamines, si intéressants chez cette espèce, ainsi que quelques données trop sommaires sur les stamino-carpelles.

Le pétale est muni d'un très court onglet unifacial. Il est à peine diplophylle, se révélant plutôt assez obscurément scyphié dans bien des cas. La zone transverse du sommet de l'onglet est donc peu active, et ne forme pas l'écaille si manifeste chez beaucoup de Renoncules. Comme chez un grand nombre de ces plantes, la zone transverse, ici marge supérieure ventrale de la très discrète scyphie, n'est pas continue avec les marges apparentes de la lame principale, dorsale du pétale. La marge vraie de celle-ci, continue avec la zone transverse, court du côté topographiquement ventral du pétale, au moins dans sa portion inférieure, de façon à venir se prolonger par la zone transverse (fig. 17/1). Elle est très peu nette à l'état normal, mais parfois sa position est soulignée par l'existence d'un lobe pétaloïde inséré sur elle (fig. 17/3), donc en apparence laminal et ventral sur le pétale. La lame de celui-ci est alors plus étroite, et il arrive que ses marges vraies soient marquées par des crêtes bien nettes (fig. 17/2). Lorsque se développe un lobe pétaloïde, la marge qui le porte tend à coïncider avec la marge topographique du limbe. Des lobes ventraux de ce genre peuvent apparaître à droite et à gauche et se rencontrer au point médio-ventral de la zone transverse qui domine l'onglet. Dans les cas plus avancés, et bien plus fréquents, ils deviennent unis par leurs marges adjacentes et forment la lame ventrale d'un phyllome diplophylle tout à fait typique (fig. 17/4). Cette lame antérieure prend de l'importance, tandis que la lame principale diminue d'ampleur, de sorte que les deux lames deviennent égales et s'unissent l'une à l'autre par les portions médianes de leurs surfaces adjacentes, leurs bords demeurant libres par conséquent (fig. 17/4-10). Pendant ce temps, les zones de continuité entre les marges latérales de la lame antérieure et de la lame postérieure ont formé des sacs polliniques, d'abord presque ponctiformes (fig. 17/5-9, petites flèches) puis qui s'allongent jusqu'à occuper la longueur des quatre segments de marges (fig. 17/10). Les deux lames donnent ainsi le connectif de l'anthère dont les sacs polliniques occupent les quatre zones marginales (fig. 17/12). Ainsi se trouve réalisée l'étamine diplophylle. Le dernier reste de pétalisation qu'elle présente est un pointement stérile apical entre ses sacs polliniques (fig. 17/11), qui est d'ailleurs un caractère normal d'autres Renoncules.

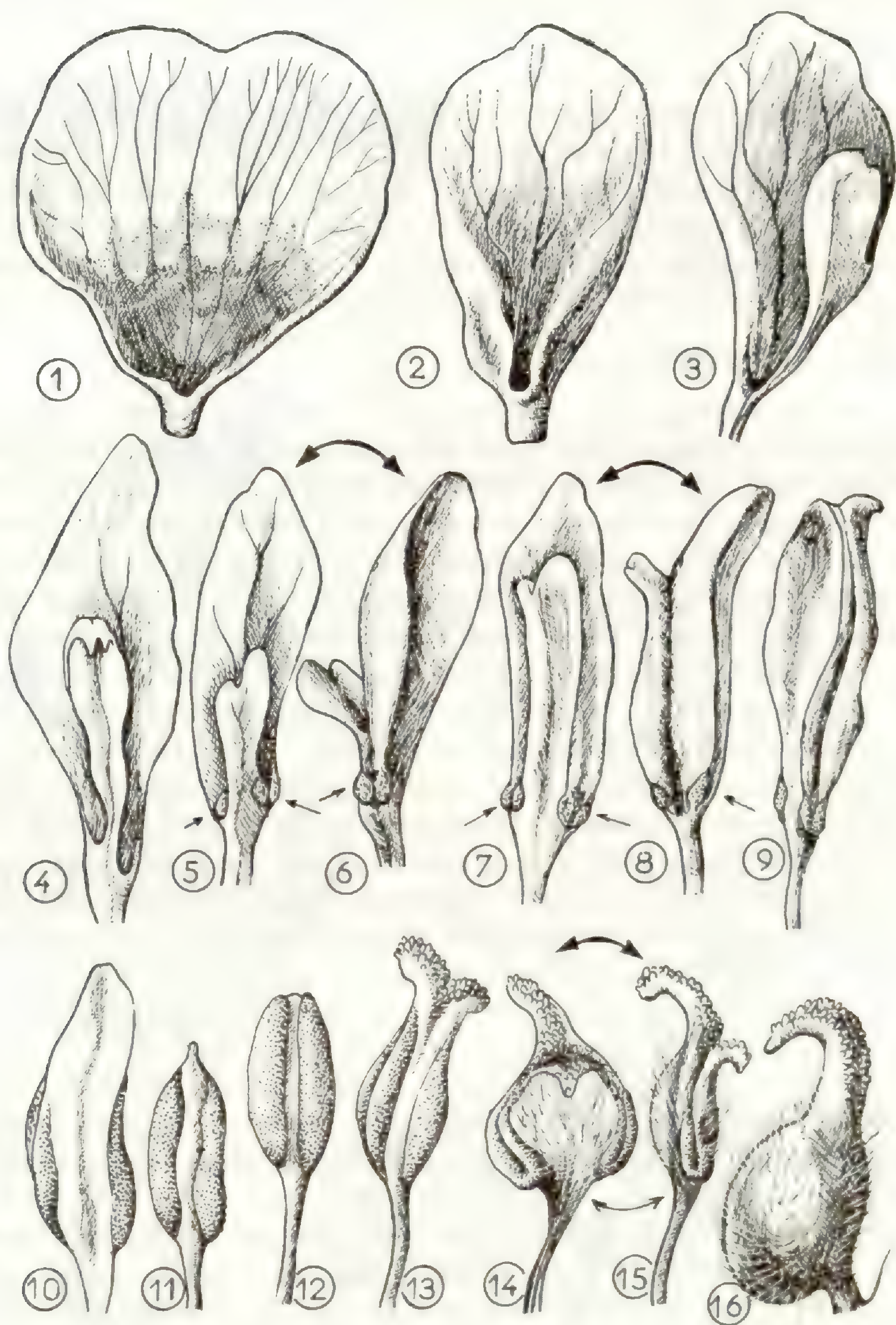


FIG. 17. — *Ranunculus auricomus* : 1, Pétale normal, vue ventrale. 2, Pétale à limbe étroit, à marges vraies assez distinctes, vue ventrale. 3, Pétale porteur d'un lobe marginal ventral. 4-11, Transformation du pétale en étamine. (Voir texte.) Vues ventrales sauf 6 et 8, qui sont des vues latérales de 5 et 7. Les petites flèches en 5-8 indiquent les ébauches de sacs polliniques. 12, Étamine normale, région supérieure. 13-16, Transformation de l'étamine en carpelle. Vues latérales, région adaxiale à droite, sauf 14, vue ventrale de 15.

Il arrive aussi parfois que l'étamine se transforme en carpelle. Dans ce cas, les deux lames adnées de l'étamine diplophylle se séparent au sommet et se couvrent de papilles stigmatiques (fig. 17/13, vue de profil). La lame antérieure se réduit de sorte que le stigmate du carpelle n'est constitué que de la pointe de la lame postérieure, principale, de l'étamine, celle qui correspond au limbe du pétale et à la feuille végétative (fig. 17/14-15). Il est probable que la lame antérieure disparaît totalement, de sorte que l'ensemble du carpelle, quoique ascidié (« pelté »), n'est formé que de la lame postérieure (stamino-carpelle de type *Sempervivum* ; voir Guédès, 1972*a*, 1979), mais la transformation n'a pu être étudiée en détail. Des stamino-carpelles sont connus chez diverses autres Renonculacées (*Eranthis*, *Helleborus*, *Delphinium*), mais n'ont pas non plus été étudiés de près.

Involution des pétales chez *Cucurbita pepo* L.

Un enroulement des marges des phyllomes, ne conduisant pas à la formation d'un cornet congénitalement clos parce qu'il n'est pas accompagné de leur union, se voit dans les carpelles épeltés, dans les portions supérieures épeltées des carpelles peltés (ascidiés) et dans les gynécées ou portions de gynécées syncarpes que forment ces structures. Il peut aussi se rencontrer tératologiquement dans la corolle. Des Courges traitées par le 2.4-D ont ainsi montré un enroulement soit des seules marges libres de leurs pétales (fig. 18/1, 19/1), soit aussi des portions inférieures unies en tube des phyllomes pétalaires (fig. 18/4-5, 19/2-4). Ce dernier cas est intéressant parce qu'alors le tube est formé de pétales unis selon d'étroites zones longitudinales de leur surface dorsale, exactement comme sont unies les portions fertiles des carpelles d'un gynécée uniloculaire, dont les marges, ovulifères ou placentifères, sont reployées nécessairement vers l'intérieur. Il arrive (fig. 19/3-4, flèches) que les marges involutées des pétales soient continues tout le long des lobes. Souvent aussi (mêmes figures, doubles flèches) les marges sont plus ou moins involutées au niveau des lobes, ne le sont pas en haut du tube, mais le sont nettement en bas de celui-ci. A ce dernier niveau, les deux lambeaux involutés sont généralement continus par leur bord supérieur, formant une structure cucullée, constituée des deux marges pétalaires adjacentes. L'intérieur de cette cucullle est évidemment limité par la face morphologiquement externe des pétales, dont il a l'aspect et la pilosité [1].

Anatomiquement, au niveau du tube de la corolle, on trouve que les lobes involutés sont vascularisés chacun par un faisceau longitudinal qui émet des rameaux obliques. Ces faisceaux longitudinaux, étant portés par des portions de phyllomes involutées, sont par conséquent inversés, à bois externe. De plus (fig. 18/5), on constate que les deux faisceaux inversés de lobes involutés adjacents sont unis l'un à l'autre en un seul faisceau inversé. Opposés à ce dernier, au bord de la portion non involutée du pétale, se trouvent deux faisceaux normalement orientés, qui eux aussi sont souvent unis en un seul. Ce ou ces faisceaux sont les faisceaux latéraux des pétales, normalement libres, mais qui tendent à s'unir en faisceaux synlatéraux comme il le font dans les gynécées. L'opposition d'un faisceau synlatéral normalement orienté et d'un faisceau « symplacentaire » à orientation inverse est frappante dans le gynécée des Crucifères où elle a donné lieu à des théories aussi hasardeuses qu'inutiles : elle n'est, on le voit, qu'un caractère banal des marges unies et involutées

1. Dans la région moyenne des pétales où nous disons les marges non involutées, les bandes marginales distales, involutées en haut et en bas, sont en réalité absentes ; c'est pourquoi elles ne peuvent se reployer.



FIG. 18. — *Cucurbita pepo*, fleurs mâles : 1, Fleur de plante traitée au 2.4-D. Vue latérale. Début d'enroulement des marges pétalaires libres. 2, Diagramme d'une fleur normale. 3-4, Fleurs à marges pétalaires enroulées par suite de traitement au 2.4-D. Formation de cuculles ventrales par les zones involutées en 4 (voir figure suivante). 3 est vu latéralement, 4 de dessus. 5, Coupe d'une fleur tératologique à marges pétalaires involutées au niveau du tube corollin, avec ou sans union des faisceaux adjacents dans les zones de suture. (Voir texte.)



Fig. 19. — 1-5 : *Cucurbita pepo*. 1-4, Fleurs mâles : 1-2, Corolle tératologique vue de dessus ; légère involution des marges des pétales en 1 ; involution plus marquée et affectant le tube en 2 ; 3-4, corolles ouvertes de fleurs tératologiques à marges pétalaires involutées ; au niveau des sutures marquées de flèches épaisses, les marges involutées sont continues, au niveau de celles marquées de doubles flèches minces, elles n'existent qu'en haut, et en bas sous forme de cuculles. (Voir texte.) 5, Ovaire, coupe transversale. — 6, Coupe transversale de l'ovaire de *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. Les deux dernières figures montrent l'enroulement des marges carpellaires.

de phyllomes adjacents. Elle se trouve du reste dans d'autres gynécées ou portions de gynécées à placentation pariétale.

Dans le gynécée des Cucurbitacées, l'enroulement des marges des carpelles est très intense (fig. 19/5-6, voir aussi Puri, 1954), et il en est de même chez *Datura* (Solanacées, voir plus loin). L'action du 2.4-D induit un comportement identique chez les pétales de Courge, et nous allons voir que les pétales de *Datura* peuvent le présenter spontanément.

Fleurs doubles et « catacorolle » de *Datura* × *candida* (Pers.) Saff.

Les Daturas arborescents d'Amérique du Sud les plus généralement cultivés, qu'on nomme souvent *Datura arborea* L., sont en réalité des *D.* × *candida*. Leur calice a la forme d'une spathe à une seule pointe latérale, tandis que celui de *D. arborea* présente cinq dents sépalaires. Les *D.* × *candida* cultivés possèdent communément des fleurs doubles.

Chez celles-ci, on a signalé des transformations d'étamines et de carpelles en pétales (Penzig, 1921-22), mais nous n'en avons pratiquement pas observé. Les fleurs doubles que nous avons examinées sont marquées par la présence d'une ou deux corolles surnuméraires, intérieures à la corolle normale, et munies de lamelles pétaloïdes externes, problématiques en apparence, connues du reste de longue date (Wydler, 1852 ; Masters, 1869 ; Worsdell, 1916) et qu'on a considérées comme formant une « catacorolle ».

Il arrive que les corolles surnuméraires soient superposées à la corolle normale. Masters (1869) a décrit ainsi une fleur à trois corolles superposées, l'intermédiaire réduite et adnée en partie à l'interne. La superposition de verticilles floraux isomères et ici pentamères, place simplement les phyllomes dans la position qu'ils auraient si la phyllotaxie était spiralée, mettant en évidence les cinq orthostiques. Le plus souvent, et toujours dans les cas observés par nous, les corolles surnuméraires alternent, l'inférieure avec la corolle normale et la supérieure avec l'inférieure. Nous ne décrirons en détail que des fleurs à deux corolles, l'interne surnuméraire (fig. 20/1).

Si l'on enlève à une telle fleur son calice et sa corolle externe, normale, on trouve que la corolle interne surnuméraire (fig. 20/2) présente des appendices externes situés au dos de ses pétales dans la partie inférieure de son tube, et constituant la catacorolle. La surface limitant l'intérieur de la cuculle que forme chaque appendice a l'aspect de la surface pétalaire interne. Les appendices peuvent être plus ou moins développés, et parfois réduits à d'étroits pointements pétaloïdes (fig. 21/2). Il est fréquent qu'ils soient bifides en haut (fig. 21/1, à droite), indice d'une nature double.

Effectivement, ces appendices sont toujours situés au niveau du dos d'un pétale, et s'interprètent comme les bords involutés des pétales de la corolle normale, cette dernière rappelant donc celle des Courges étudiées précédemment (fig. 18-19). Toutefois, les languettes involutées sont ici séparées sauf tout à la base des pétales auxquels elles appartiennent, et adnées au pétale de la corolle surnuméraire auquel elles sont opposées (fig. 20/4). Il est à remarquer que la cucullation a lieu en sens inverse, vers l'extérieur, par rapport à celle des languettes des Courges. L'orientation inversée des languettes est bien celle qu'on attend des bords involutés des pétales normaux. L'étude anatomique (fig. 22/1-2) confirme l'orientation inverse des lobes catacorollins et leur appartenance aux pétales externes. Le mouvement d'involution des pétales peut être rapproché de celui des carpelles de *Datura*, qui sont particulièrement marqués chez *D. stramonium* L. (fig. 22/3-6 et Raud, 1963).

Penzig (1922) dit avoir vu des « *D. arborea* » (× *candida*) avec des lobes catacorollins

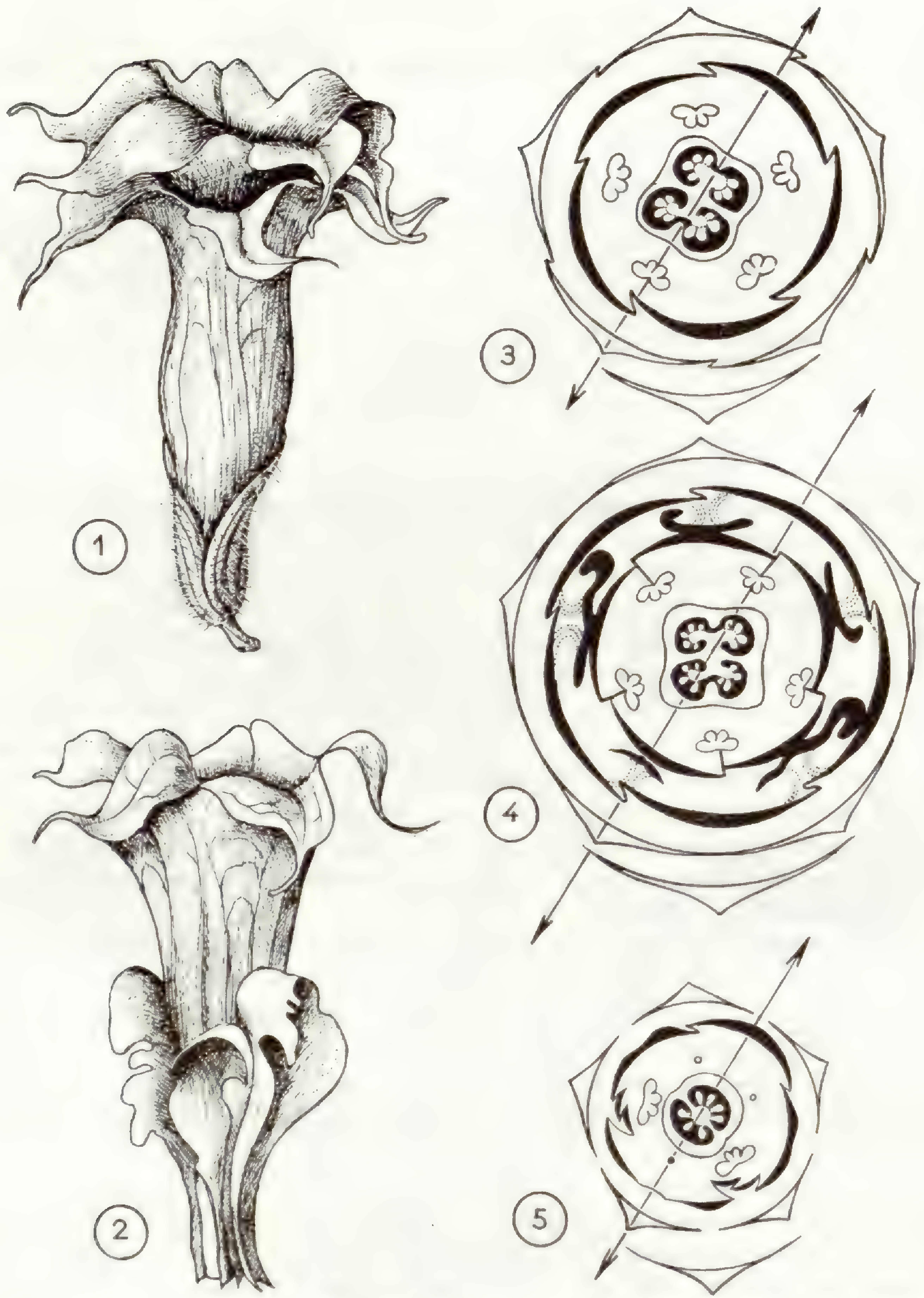


FIG. 20. — **1-4** : *Datura × candida*. 1, Fleur à deux corolles alternantes. 2, Corolle interne de la fleur précédente, montrant les formations catacorollines cucullées à l'extérieur et en bas de son tube. 3, Diagramme d'une fleur normale. 4, Diagramme d'une fleur à deux corolles : l'involution des marges pétalaires de la corolle externe conduit à la formation des lobes catacorollins. — 5, Diagramme de la fleur de *Salpiglossis*. Dans les diagrammes, les pétales sont représentés en noir, et la flèche double indique le plan de symétrie, qui devient celui de la fleur zygomorphe de *Salpiglossis*. Tandis que les deux carpelles sont orientés selon ce plan dans la fleur normale de *D. candida*, leur orientation est à peu près verticale dans la fleur à deux corolles. L'ovaire conserve en effet la même position par rapport à l'androcée.



Fig. 21. — *Datura × candida* : 1-2, Tubes de corolles internes de fleurs à deux corolles, étalés et vus dorsalement. Des formations catacorollines sont portées au niveau du dos des pétales sauf pour l'un de ceux de la corolle 2. Les accolades indiquent les trois faisceaux principaux des pétales constitutifs des corolles, la pointe de chaque accolade marquant le médian.

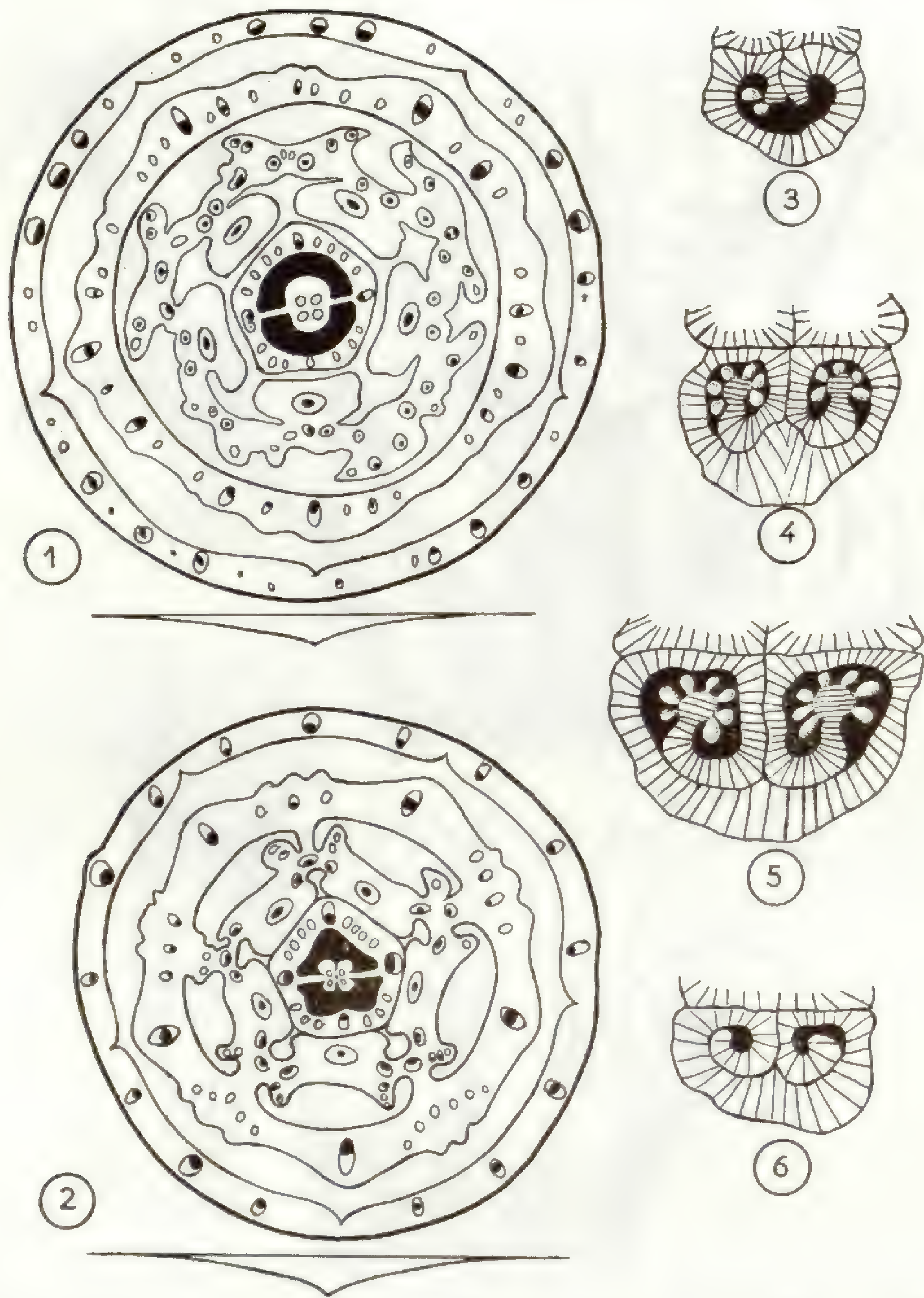


Fig. 22. — 1-2 : *Datura × candida*, coupes de fleur à deux corolles, passant par le milieu (1) et le bas du tube (2). En 2, la continuité des formations catacorollines avec la corolle externe est évidente. — 3-6 : *Datura stramonium*, coupes transversales de l'ovaire, de haut en bas. Semi-schématique. Noter l'enroulement des marges.

à l'extérieur de la corolle normale. Ces lobes étaient opposés aux pétales de la corolle et peut-être s'agissait-il en réalité d'une corolle surnuméraire comparable à celle située juste au-dessus de la corolle normale dans l'exemple décrit par Masters et auquel il a été fait allusion. L'orientation des pièces en question n'a pas été précisée par Penzig.

Des Tabacs (*Nicotiana tabacum* L.) ont montré à Penzig (1884) des formations catacorollines extérieures à la corolle normale, d'orientation inverse, et qui semblent avoir été constituées des marges pétalaires, cette fois révolutées et non plus involutées. Les deux marges adjacentes pouvaient sans doute être unies en un lobe continu. L'un de nous (M. G.) a observé de telles marges révolutées de façon indiscutable dans des Tabacs haploïdes communiqués par Mme Tran Thanh Van (Phytotron, Gif-sur-Yvette). Comme chez les Courges étudiées ci-dessus, l'existence de cette « révolution » des marges n'empêchait pas dans la plupart des cas l'union congénitale des pétales, ici selon d'étroites zones longitudinales de leur surface ventrale. Les corolles de ces Tabacs, comme celle de ceux étudiés par Penzig, étaient fendues selon les lignes d'union d'une des paires de marges pétalaires adjacentes, celles-ci alors également révolutées. Il n'y avait pas formation de lobes catacorollins libres par rapport aux pétales.

Les sépales de Gentiane, on le sait, sont normalement unis en tube, et leur union se fait selon des lignes submarginales de leurs surfaces ventrales, par l'intermédiaire de formations ligulaires, de sorte que leurs marges proprement dites demeurent libres à l'extérieur du tube (Guédès, 1978), tout à fait à la manière des pétales de ces corolles de Tabac.

Nouvelles données sur la paracorolle des Narcisses

La paracorolle des Narcisses a déjà été étudiée par l'un de nous (Guédès, 1966, 1972*b*). Il est clair qu'elle est formée par les six lames ventrales unies en tube des six tépales diplophylles. Cette interprétation est rendue évidente par l'étude de la dissociation des six tépales du périgone normal, chacun emportant sa portion de paracorolle, ou unité coronale (fig. 23/2), et par l'examen de fleurs doubles dans lesquelles les six étamines de l'androcée se transforment en périgone. Ces étamines sont diplophylles, leurs lames dorsales (postérieures) forment les lobes du périgone, et leurs lames ventrales deviennent en première approximation les six unités coronales qui s'unissent en une paracorolle correspondant au périgone surnuméraire. Ainsi s'explique très simplement l'inversion de l'orientation de la paracorolle, dont les faisceaux présentent leur bois vers l'extérieur. Les fleurs doubles possèdent du reste le plus souvent plusieurs périgones surnuméraires internes, chacun correspondant à une paire de cycles de pièces diplophylles et fournissant des intermédiaires semblables à ceux qu'on vient d'évoquer.

Nous apportons ici quelques données supplémentaires à l'appui de cette interprétation et attirons l'attention sur quelques phénomènes purement tératologiques qui peuvent affecter les étamines de Narcisse, et qu'il est intéressant de comparer à d'autres processus décrits dans le présent travail. La signification de la lame antérieure du tépale ou unité coronale par rapport à celle de l'étamine sera également discutée : bien que les deux organes soient diplophylles, leurs lames antérieures ne sont pas en effet absolument homologues.

Les figures 23 à 26 concernent des Narcisses horticoles appartenant à l'hybride *Narcissus* × *incomparabilis* Mill. Dans la figure 23/1, le périgone normal porte une paracorolle. Aux six étamines s'ajoute un verticille supplémentaire. Ces étamines sont pétaloïdes et chacune présente une unité coronale ainsi que parfois des restes de sacs polliniques. Suivent deux

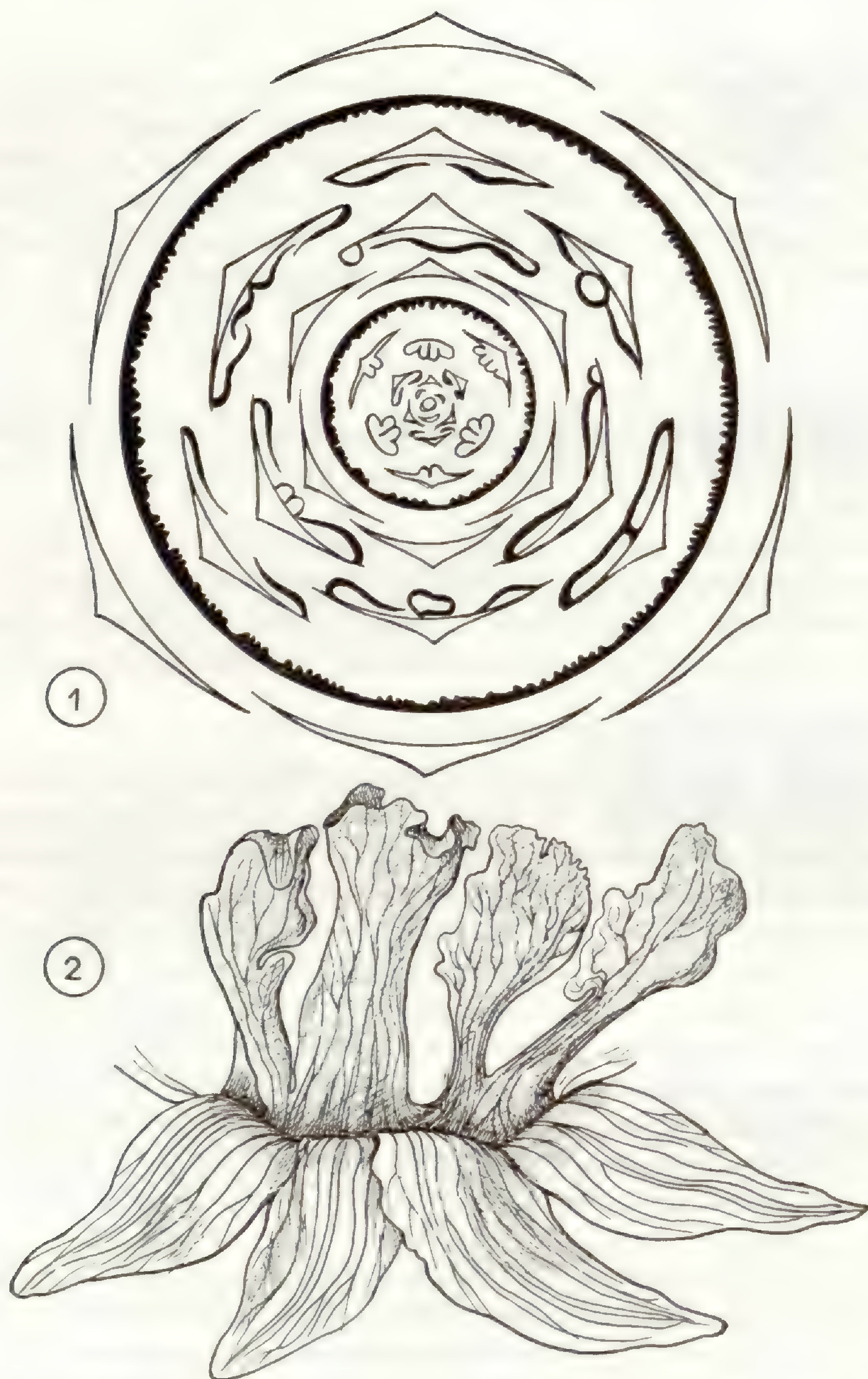


Fig. 23. — *Narcissus incomparabilis* : 1. Diagramme d'une fleur double. Paracorolle et unités coronales ou leurs lobes constitutifs en noir. (Voir texte.) 2. Dissociation d'une portion de paracorolle (en haut) en unités coronales opposées à autant de tépales (en bas).

verticilles surnuméraires d'étamines tout à fait pétaloïdes qui ont formé une paracorolle normale. Il s'agit donc d'un second périgone et il abrite deux verticilles d'étamines, les extérieures un peu pétaloïdes, mais sans unité coronale bien formée, puis trois autres verticilles de petites pièces pétaloïdes, celles du verticille le plus externe munies d'une unité coronale. Il y avait en somme dans ce cas une surfleur double dans une fleur double : l'axe d'une fleur double par pétalisation de ses étamines s'était prolongé pour former une seconde fleur, double elle-même, par pétalisation de son androcée et apparition de trois verticilles pétaloïdes surnuméraires.

Lors de la pétalisation de l'étamine de *N.* × *incomparabilis,* la diplophyllie de l'organe est mise en évidence par le développement de ses deux lames, antérieure et postérieure, après disparition (non-formation) des deux appendices anthéraux qui font paraître le filet inséré dorsalement (voir Guédès, 1966). Dans la figure 24/1, un appendice existe encore à droite, tandis qu'est disparu son homologue de gauche. L'étamine est de ce côté pétaloïde au niveau de la zone de passage du filet à l'anthère, et la diplophyllie est évidente à cet endroit, c'est-à-dire que l'encoche qui sépare les lames antérieure et postérieure de l'anthère se prolonge dans cette zone. Le fond de cette encoche prolifère sur sa marge en deux lobes pétaloïdes situés sous les sacs polliniques. La situation n'est pas très différente dans la figure 24/10, mais la lame postérieure et la lame antérieure y sont pétalisées entièrement du côté stérile, à droite, si bien que ne subsiste plus qu'une demi-anthère dont la pointe est elle-même pétaloïde dans ses deux lames. Dans la figure 24/11, l'anthère a perdu son appendice inférieur du côté non pétaloïde (à gauche). Du côté pétaloïde, les deux lames antérieure et postérieure ne sont pétalisées qu'à demi, de sorte que l'apex de l'anthère demeure normal. En bas de la région anthérale, la lame antérieure est fort développée et colorée comme la paracorolle. Les faits sont à peu près les mêmes en 24/9, mais la lame antérieure est réduite du côté pétaloïde à cette région inférieure coronale jaune foncé. Elle ne forme plus de sacs polliniques. Les deux sacs visibles appartiennent à la lame postérieure et à la lame antérieure du côté non pétaloïde. Dans les figures 24/4-5, une situation identique existe des deux côtés. Au sommet de la lame postérieure pétaloïde se voient deux rudiments des sacs postérieurs qu'elle formait. La lame antérieure donne naissance à deux lobes dont la couleur et la consistance sont celles de la paracorolle. Dans la figure 25/5 ces lobes se prolongent sur la lame postérieure en un bourrelet massif médio-ventral : c'est le reste de la lame antérieure de l'étamine normale. En 24/2 et 4, comme en 25/4, le bourrelet n'existe plus et la lame antérieure est réduite à ses portions inférieures différenciées en lobes de paracorolle. Ces lobes ne sont, comme ceux de toute lame antérieure, que des lobes de la lame principale, postérieure, du phyllome, reployés en avant, et dont les marges sont continues au niveau de la zone transverse médio-ventrale (fig. 24/4, flèche). Le reploiement ne peut se produire totalement qu'en rapport avec l'unifacialité du filet. Si le filet n'est plus unifacial, les lobes deviennent latéraux (fig. 25/1) tout en conservant leur aspect de paracorolle. Les figures 26/1 et 4 représentent des cas dans lesquels le filet est bifacial, mais où les lobes sont repliés ventralement.

Au contraire, et c'est ce qui correspond à la disposition du tépale normal, les deux lobes constitutifs de l'unité coronale peuvent être unis, après reploiement, tout le long de leurs marges distales devenues médio-ventrales, le filet étant bien entendu unifacial (fig. 24/3, 7 et 8, 25/5). L'étamine de la figure 25/5 est entièrement stérile, mais des échancrures de sa lame postérieure délimitent des zones marginales apicales qui correspondent

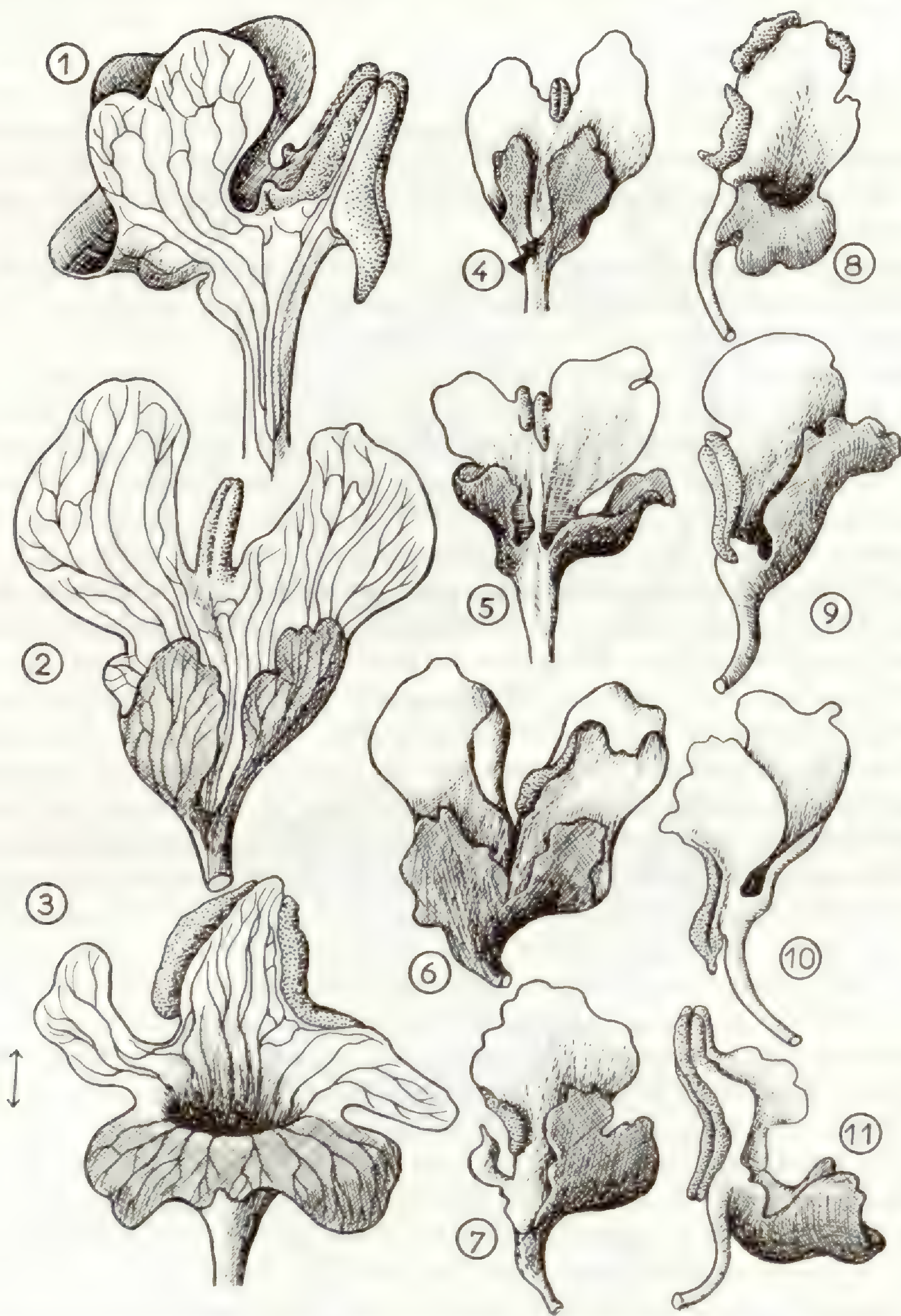


Fig. 24. — *Narcissus × incomparabilis*. Étamines pétaloïdes. Vues ventrales. La flèche en 4 indique la zone transverse supérieure du filet. Les lobes constitutifs de l'unité coronale de chaque étamine sont plus foncés. Deux étamines sont unies en 6 et leurs unités coronales commencent à former un segment de paracorolle. En 3, la double flèche indique la portion pétaloïde surajoutée à la lame du tépale en dessous de la zone correspondant à la région anthérale ; cette portion correspond à la partie supérieure du filet. En 1, le lobe antérieur pétaloïde à gauche correspond à un lobe constitutif de l'unité coronale mais il n'a pas la coloration de la paracorolle. (Autres explications dans le texte.)

à celles demeurées fertiles dans l'étamine de la figure 24/3. Les autres étamines mentionnées possèdent des restes des sacs polliniques postérieurs et leurs unités coronales demeurent en général échancrées au milieu de leur bord supérieur, indice de leur dualité morphologique.

La figure 24/6 montre un couple d'étamines de ce genre, celle de droite avec un sac pollinique postérieur encore bien net. Les lames postérieures de ces étamines tendent à former deux tépales, tandis que leurs lames antérieures commencent à s'unir en une portion de paracorolle. Leurs filets unifaciaux sont unis l'un à l'autre en une portion de tube périgonial.

Ainsi qu'il a été expliqué (Guédès, 1966), des pièces comme celle de la figure 24/3, proches du tépale mais où les sacs polliniques, mis à part les appendices inférieurs, sont encore presque normaux, montrent que la zone de séparation des lames antérieure et postérieure est dans le tépale située nettement en dessous de la région homologue de l'anthère, alors que dans l'étamine elle marque la limite de cette région par rapport au filet. La portion supérieure du filet staminal, délimitée par un segment fléché sur la figure 24/3, constitue la partie inférieure de la lame du tépale et de la lame antérieure (unité coronale) correspondante. Le schéma de la figure 27/10 fera comprendre cette manière de voir.

Un autre point important mis en évidence par l'étude de la pétalisation est que le lobe antérieur de l'étamine diplophylle n'est pas absolument homologue du lobe antérieur ou unité coronale du tépale également diplophylle. Ce fait sera expliqué après l'examen des étamines pétaloïdes du *Narcissus tazetta* L.

Le faisceau de l'étamine normale de *N. pseudo-narcissus* L. présente une triple plage ligneuse, ainsi qu'il a été figuré par Van Tieghem (1875, fig. 126). Il doit en être de même chez *N.* × *incomparabilis*, dont *N. pseudo-narcissus* est l'un des parents. Lors de la pétalisation de l'étamine de *N.* × *incomparabilis* on observe une tendance du faisceau médian de l'étamine pétaloïde à se cliver en trois faisceaux (fig. 25/3) en haut du filet. Le clivage peut s'étendre à toute la longueur du faisceau médian du limbe du tépale, sauf vers la pointe (fig. 25/1), et les faisceaux ainsi libérés sont libres même au sommet en cas de pétalisation très avancée. Le clivage du médian peut aussi se produire en cinq faisceaux (fig. 25/2). Il semble bien que l'ensemble des trois ou cinq faisceaux centraux du limbe du tépale corresponde ainsi au faisceau unique mais complexe de l'étamine. Le tépale du reste reçoit cinq faisceaux environ du réceptacle et du tube floral. Ces faisceaux, au moins le médian et ses deux voisins immédiats, correspondraient aux constituants du faisceau staminal. De la même façon, il a été montré que le faisceau complexe de la nervure médiane et du pétiole de la feuille végétative de *Catharanthus roseus* (L.) G. Don correspond au rapprochement des faisceaux de la région médiane du pétale (Guédès et Gourret, 1973). Tous les faisceaux vasculaires sont complexes, étant formés de files parallèles de trachéides, vaisseaux et autres éléments, mais il est remarquable que, dans le cas de la pétalisation des étamines de Narcisse, l'influence pétalisatrice entraîne une dissociation du faisceau staminal ou foliaire, alors que dans d'autres cas elle conduit à la différenciation de faisceaux nouveaux, parallèles à lui, le faisceau staminal ne demeurant alors ni plus ni moins complexe qu'à l'état sexué. On peut donc dire, semble-t-il, que le faisceau staminal de Narcisse et le faisceau pétiolaire de *Catharanthus* sont homologues de l'ensemble des faisceaux des régions médianes des pétales correspondants. Il est clair que, dans des pièces comme celles des figures 25/1 et 3, le tépale possède trois faisceaux centraux, dont le médian, correspondant à la dissociation du faisceau staminal (1), et deux ensembles de faisceaux issus de la divi-

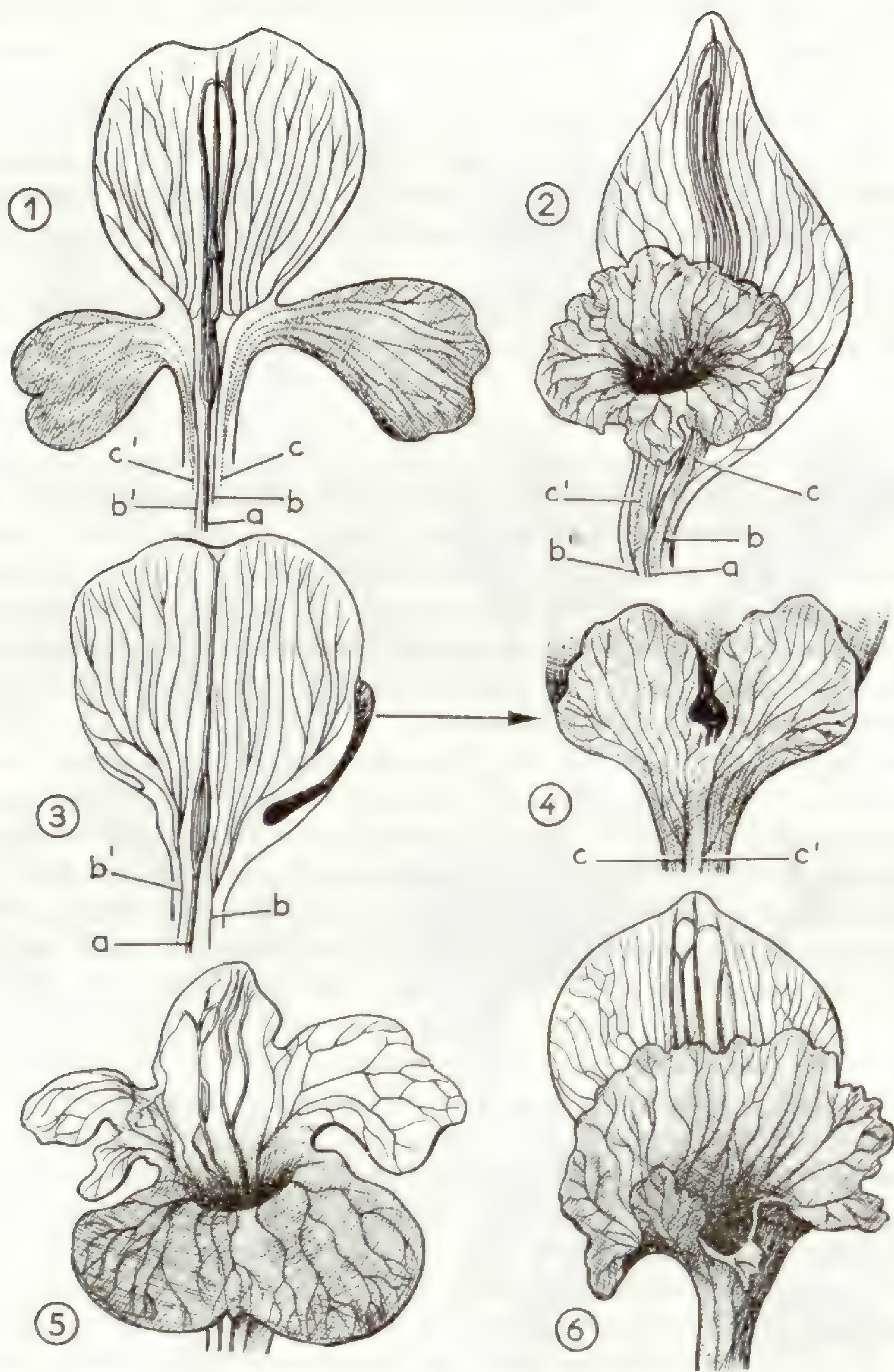


Fig. 25. — *Narcissus* × *incomparabilis*, étamines pétaloïdes, vues ventrales sauf en 3 : 1, Filet bifacial, deux lobes coronaux latéraux. 2, Reploiement en avant de l'unité coronale, formant une scyphie. 3, Étamine pétaloïde vue de dos montrant la dissociation du faisceau staminal dans la zone supérieure du filet. 4, Région supérieure du filet de la même, avec unité coronale faite de deux lobes, dont les marges se rencontrent médio-ventralement en une zone transverse. 5, Étamines dont la région anthérale de la lame postérieure est encore distincte des régions latérales surajoutées (comparer à la figure 24/3). Unité coronale bilobée mais continue. 6, Scyphie formée par le reploiement de l'unité coronale. *a* faisceau staminal, se dissociant lors de la pétalisation, *b-b'* faisceaux irriguant les portions latérales surajoutées de la lame postérieure de l'étamine puis du tépale qu'elle engendre, *c-c'* faisceaux irriguant les lobes de l'unité coronale, issus eux-mêmes de *b* et *b'*.

sion de deux faisceaux b et b′ de l'onglet et surajoutés de part et d'autre du faisceau staminal complexe. Dans la figure 25/5, la portion médiane, anthérale, est irriguée par les seuls produits de la dissociation du faisceau staminal, tandis que les faisceaux surajoutés passent dans les lobes pétaloïdes latéraux qui sont eux-mêmes surajoutés par rapport à l'anthère, et vont se fondre à elle, lorsque la pétalisation sera parfaite, pour former la lame postérieure du tépale, c'est-à-dire la lame tépalaire proprement dite.

Les fleurs doubles de *N.* × *incomparabilis* montrent aussi des modifications tératologiques de leurs étamines pétaloïdes qui vont nous rappeler des dispositions observées dans d'autres phyllomes.

Les bords latéraux de l'unité coronale d'un tépale provenant d'une étamine pétaloïde (fig. 25/6) peuvent se reployer ventralement à leur tour, de sorte que l'unité coronale forme une scyphie. Comme cette unité coronale a une orientation inversée, dirigeant sa face morphologiquement dorsale vers l'intérieur de la fleur, la scyphie présente cette surface dorsale vers sa cavité. Le reploiement de l'unité coronale implique, au moins dans sa partie supérieure, celui du filet qui la porte, et comme ce filet est déjà unifacial, il devient si l'on veut, au moins vers le haut, doublement unifacial ou hyper-unifacial, comme le fera comprendre la figure 27/11. Cette modification est tout à fait comparable à l'enroulement de l'écaille nectarifère de *Ranunculus* (fig. 9/1), elle aussi lame antérieure d'un pétale diplophylle, mais à onglet très réduit.

Une autre catégorie de scyphies coronales se voit dans les étamines pétaloïdes de Narcisse. L'unité coronale peut en effet se plisser vers l'intérieur (fig. 26/6) et tendre à isoler ainsi un cornet interne. Si les régions coronales qui joignent les marges du cornet à celles du tépale ne prolifèrent plus, on obtient une scyphie qui en apparence est portée par la face ventrale du tépale, ou domine ventralement son onglet (fig. 26/2-3, 7). Une pareille scyphie présente médio-ventralement une ligne d'union congénitale des marges de la portion de lame antérieure qui la constitue, et ces marges, en dessous de l'insertion du pédoncule de la scyphie, se joignent nécessairement à celles du limbe du tépale. La ligne marginale qui assure cette jonction est en fait inapparente (fig. 26/2-3) mais pourrait sans doute être mise en évidence par quelque traitement hormonal qui déterminerait sa prolifération.

On notera que ces scyphies, comme les précédentes, montrent leur face morphologiquement abaxiale vers leur cavité. C'est ce que confirme l'étude anatomique (fig. 26/2-3) qui fait apparaître, de plus, que la scyphie est congénitalement adnée vers le bas à la lame tépalaire : sa zone d'insertion a subi un allongement intercalaire.

Une scyphie ainsi formée par plissement peut elle-même plisser sa région adjacente au tépale vers l'intérieur de sa propre cavité (fig. 26/10). Si elle se trouve isolée supérieurement par le procédé que nous venons de voir, on obtient deux scyphies emboîtées (fig. 26/11). Dans la figure 26/11, la scyphie la plus interne présente un pointement dont l'interprétation n'est pas facile. Il pourrait s'agir d'un lobe marginal (médio-ventral) passé lui aussi dans la scyphie par pincement marginal. Le processus observé effectivement lors du plissement de la scyphie de la figure 26/10 est celui-même que nous avions postulé pour interpréter la naissance de la scyphie emboîtée dans celle formée par l'écaille nectarifère de *Ranunculus* (fig. 9/5-7). Dans ce cas, on voit que l'onglet unifacial doit présenter, supérieurement au moins, une morphologie fort complexe, reflétant les plissements du limbe qui le domine. Si le limbe en effet naît de façon très précisément plissée, il faut bien qu'une cause maté-

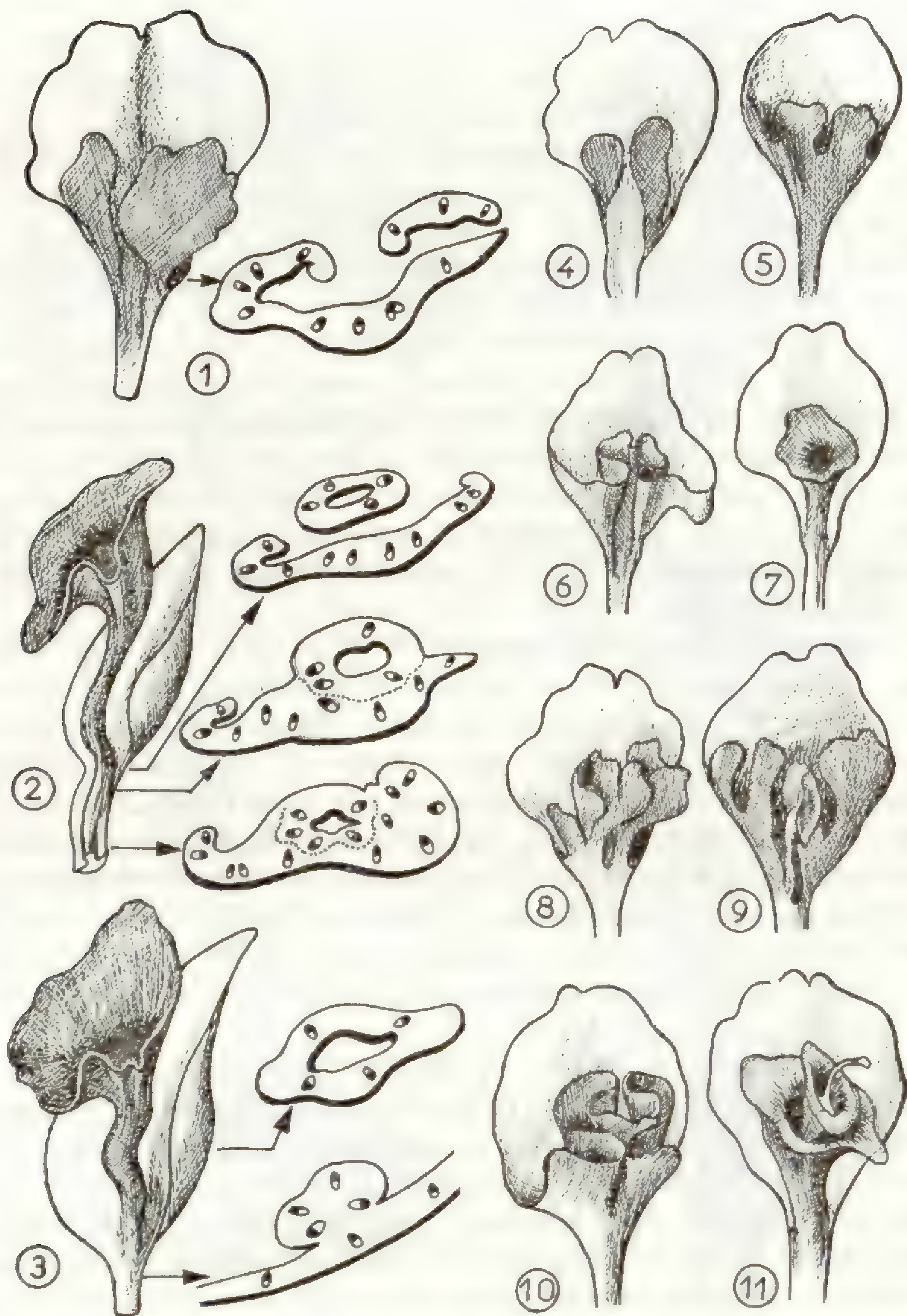


Fig. 26. — *Narcissus* × *incomparabilis*. Étamines pétaloïdes à lobes coronaux libres (1, 4) ou formant une unité coronale (5) qui peut se reployer en scyphie (6, 7) susceptible elle-même d'isoler une scyphie secondaire interne (10, 11) ou de paraître isolée laminalement (2, 3). Les bords de l'unité coronale peuvent aussi être lobés (8), certains lobes pouvant s'enrouler en petites scyphies (9). (Autres explications dans le texte.)

rielle détermine le cours des lignes cellulaires impliquées dans sa genèse. Cette même cause agira sans doute dans la portion juste sous-jacente qui s'allonge en onglet, et c'est pourquoi on pourra dire que celui-ci, de façon latente au moins, recèle de pareils plissements. Selon nous, ce sont des causes de ce genre qui sont responsables des plissements des chaînes vasculaires des pétioles (Guédès, 1972*a*, 1979). L'étude anatomique de tépales de Narcisse à lame antérieure scyphiée ainsi de façon complexe n'a pas encore été faite.

Il arrive chez *Narcissus* × *incomparabilis* que la lame antérieure se développe sous forme de plusieurs petits lobes coronaux (fig. 26/8) : elle se présente alors sous forme de plusieurs folioles. L'une d'elles peut reployer inférieurement ses marges et former ainsi une petite scyphie mériphylle (fig. 26/9) organisée comme celles que nous avons vues chez *Pelargonium* × *hortorum* (fig. 2/1), c'est-à-dire dont la face morphologiquement abaxiale se trouve vers l'intérieur.

Narcissus tazetta L. présente aussi des formes à fleurs doubles (fig. 27/2), et elles permettent des observations identiques à celles détaillées à propos de *N.* × *incomparabilis*. Les étamines s'y transforment en périgones surnuméraires et leurs lames antérieures forment les paracorolles de ceux-ci. Dans la figure 27/8, la lame antérieure a différencié les deux sacs polliniques ventraux (antérieurs) tandis que la lame postérieure, pétaloïde, est stérile. Elle l'est dans tous les autres cas figurés, où les sacs polliniques ventraux se trouvent encore en place, mais isolés par rapport au reste de la lame antérieure qui, au moyen d'un double plissement de part et d'autre de leur base, rétablit sa continuité médio-ventrale et forme une unité coronale.

Lors de la transformation en tépale d'une étamine de Narcisse, on voit donc que la lame antérieure ne devient pas à proprement parler l'unité coronale. Elle demeure adhérente à la lame postérieure, formant encore les sacs antérieurs, puis disparaît, tandis que la zone transverse qui la portait forme maintenant les lobes coronaux. Ceux-ci, grâce à un double plissement, peuvent s'unir en une sorte de lame ventrale néoformée qui est une unité coronale. Ce mode de transformation rappelle tout à fait celui de l'étamine de Véronique en carpelle (Guédès, 1968*a*, 1972*a*). Le carpelle est dans ce cas pelté (ascidié), l'étamine comme toujours est diplophylle, mais ce n'est pas la lame antérieure de cette dernière qui forme la portion ventrale du carpelle. La lame antérieure de l'étamine, appliquée contre la postérieure, développe longtemps encore les sacs polliniques antérieurs, puis elle disparaît. La région ventrale de la paroi carpellaire est formée par l'union congénitale de portions tissulaires intercalaires apparues de chaque côté entre la lame antérieure et la lame postérieure. Dans l'étamine de Narcisse, la lame antérieure proprement dite peut être pétaloïde, mais il semble y avoir incompatibilité entre une différenciation staminale d'un lobe antérieur et sa différenciation paracoronale. Le lobe paracoronal est formé par la même zone transverse, parallèlement au lobe antérieur staminal (fig. 27/1), mais on peut dire que l'unité coronale formée de l'union des deux lobes paracoronaux n'est pas réellement homologue de la lame antérieure faite des deux lobes staminaux réunis. Dans le tépale normal, l'unité coronale représente l'ensemble de la lame antérieure mais, si une différenciation staminale intervient, alors les formations antérieures se répartissent en une paire de lobes staminaux et une paire de lobes coronaux. Dans l'étamine, les lobes staminaux représentent l'ensemble de la lame antérieure. Si l'on veut comparer les primordiums des deux types de phyllomes, on doit sans doute admettre que des cellules placées de la même façon dans la région médio-ventrale donnent naissance soit à la lame antérieure staminale

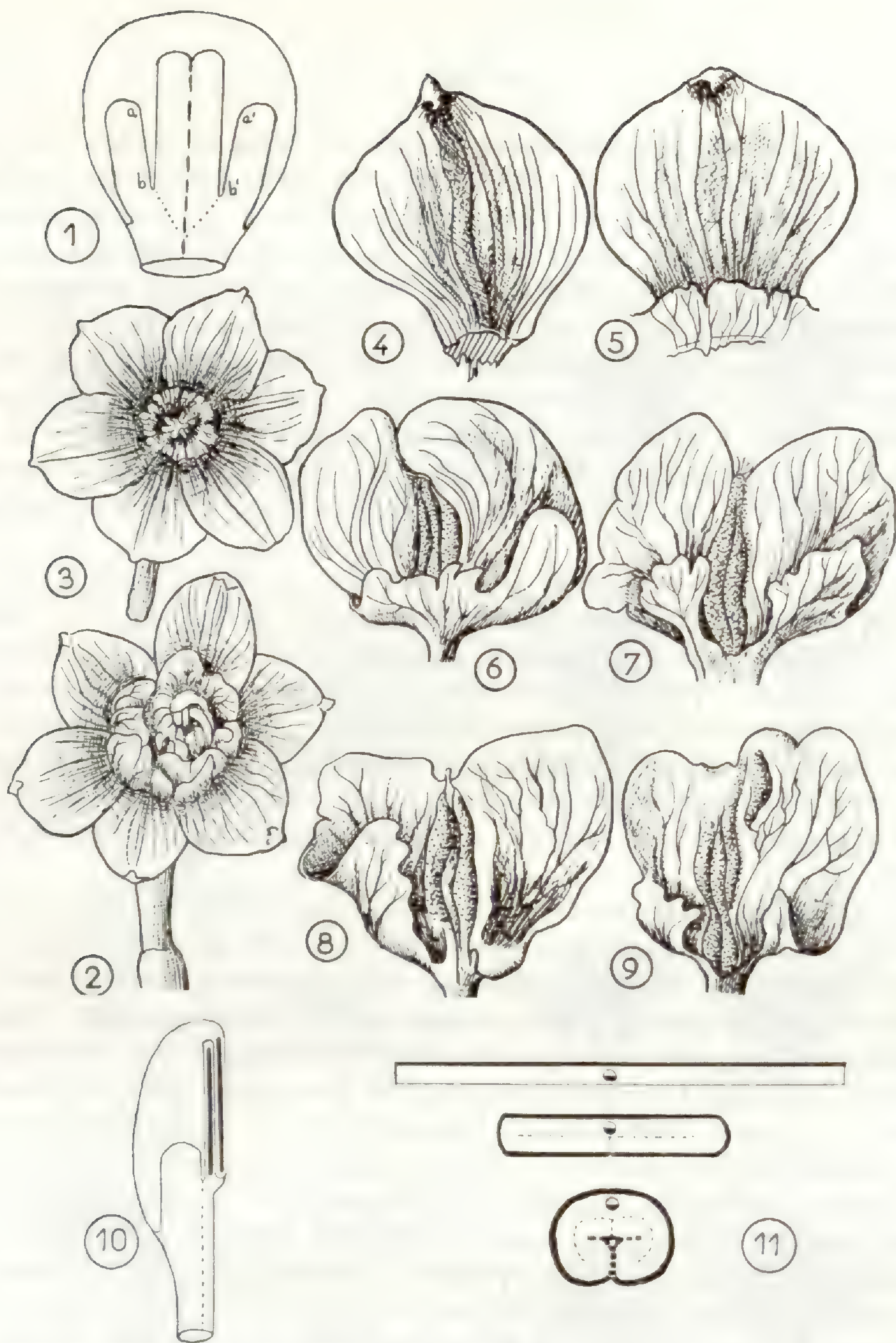


FIG. 27. — 1, Schéma d'une étamine pétaloïde de Narcisse. Vue ventrale. La zone transverse forme médio-ventralement les deux lobes constitutifs de la lame antérieure de l'étamine, et latéralement les deux lobes coronaux. L'union de ceux-ci le long des segments ab-a'b' conduit à la formation de l'unité coronale, dont la continuité s'établit en avant de la lame antérieure. 2-9, *Narcissus tazetta* : 2, Fleur double. 3, Fleur simple. 4, Portion libre d'un tépale, vue ventrale. 5-9, Étamines pétaloïdes, vues ventrales. La lame ventrale de l'étamine demeure pollinifère tandis que se différencient les lobes coronaux (7-8) qui se séparent de celle-ci (9) et s'unissent en une unité coronale (6), puis la lame antérieure et ses sacs polliniques disparaissent (5). (Voir texte et comparer à la figure 27/1.) 10, Schéma de la transformation de l'étamine de Narcisse en tépale (comparer à la figure 27/1), vue ventrale. Le lobe constituant la lame antérieure staminale à gauche est supposé disparu. Le lobe coronal est développé de ce côté, et incorpore, comme la lame postérieure, la portion supérieure du filet. A droite, l'étamine est normale, avec un lobe staminal antérieur et sans lobe coronal. 11, Hyperunifacialité. Un phyllome bifacial (en haut), dont la face dorsale est marquée d'un trait épais, se reploie vers l'intérieur et forme une structure épiunifaciale (au milieu), limitée tout autour par sa face morphologiquement dorsale. Ainsi épiunifacial, le phyllome se reploie à nouveau ventralement (en bas) en une structure hyperunifaciale, limitée à nouveau par sa face morphologiquement dorsale. (Voir texte.) Les zones d'union congénitale sont marquées par des tiretés.

soit à l'unité coronale. Néanmoins, l'inexistence de structures à la fois coronales et pollinifères empêche selon nous de parler d'homologie parfaite (voir Guédès, 1979).

Dans ses commentaires sur les stamino-carpelles, l'un de nous (Guédès, 1972*a*) a rapporté des cas tels que celui de *Veronica* au type *Sempervivum*, qui se caractérise par la disparition de la lame antérieure de l'étamine et la formation de la lame carpellaire, même ascidiée, par la seule lame postérieure staminale, éventuellement augmentée d'éléments latéraux surajoutés. Ici également, le tépale est diplophylle, mais n'incorpore pourtant pas la lame antérieure de l'étamine, diplophylle elle aussi.

Virescence staminale chez *Tropaeolum majus* L.

Bien que ce sujet ait été abordé plusieurs fois dans la période récente (Jaeger, 1961 ; Dupuy, 1963), il peut être utile de fournir quelques données supplémentaires sur la foliarisation de l'étamine de Capucine, car les morphoses observées s'intègrent parfaitement à la série de celles décrites ici dans d'autres plantes.

La Capucine est fort sujette aux virescences, dues sans doute à des mycoplasmes, mais elle n'est pas un matériel très propice à la démonstration de la morphologie diplophylle de l'étamine. Ses feuilles végétatives sont en effet peltées et, lorsque l'étamine prend la forme d'une feuille, on peut se demander si la morphologie peltée-diplophylle qu'elle présente n'est pas plutôt l'annonce de la morphologie foliaire que la mise en évidence de la morphologie staminale. Fort heureusement, la structure diplophylle de l'étamine est démontrée par sa très fréquente mise en évidence lors de la transformation d'étamines en pétales ou feuilles qui ne sont eux-mêmes nullement peltés-diplophylles. En général, les phyllodies de Capucine sont plus fréquentes en cas de traitement par le 2.4-D qui, peut-être, agit surtout en rendant les plantes plus sensibles aux mycoplasmes.

La transformation en feuille de l'étamine de Capucine se fait selon le mode acrothèque, c'est-à-dire que, comme chez les Narcisses, les sacs polliniques résiduels se trouvent au sommet du phyllome. Il s'agit ici de foliarisation acrothèque, mais la pétalisation intervient de la même manière. Les deux lames du phyllome diplophylle sont évidentes et continues inférieurement l'une avec l'autre de chaque côté du limbe (fig. 28/1-4). Ces étamines foliarisées rappellent de façon frappante l'étamine pétaloïde de Narcisse (fig. 24/1). Devenue tout à fait stérile, l'étamine diplophylle de Capucine montre ses deux lames unies au niveau de la nervure médiane, et leurs faces morphologiquement abaxiales sont comme d'usage en regard (fig. 28/9). Le filet est occupé par un faisceau amphicribral complexe (fig. 24/8) dont Jaeger (1961) a montré qu'il correspond à l'ensemble du cercle de faisceaux du pétiole foliaire, comme le faisceau du filet staminal dont il provient. La nervure médiane est occupée par un faisceau fait de l'accolement d'un faisceau complexe à orientation normale, le médian de la lame postérieure, au faisceau ventro-médian mixte de la lame antérieure.

Par reploiement de sa zone moyenne, la lame antérieure isole souvent sa moitié supérieure sous forme d'une scyphie mériphylle (fig. 28/11-13, simple tendance à la réalisation de celle-ci ; fig. 29/1-5, 7/9, scyphie achevée). Il y a alors réduction de la région inférieure de la lame antérieure en un bourrelet unifacial, uni à la nervure médiane de la lame postérieure et limité en haut par une zone transverse qui assure la formation de la portion ventrale de la scyphie. En bas une zone transverse se reconstitue à partir des régions latérales de la lame postérieure, de sorte que la scyphie est portée en apparence par la nervure médiane d'une autre scyphie. Le phénomène est tout à fait comparable à la réalisation d'une

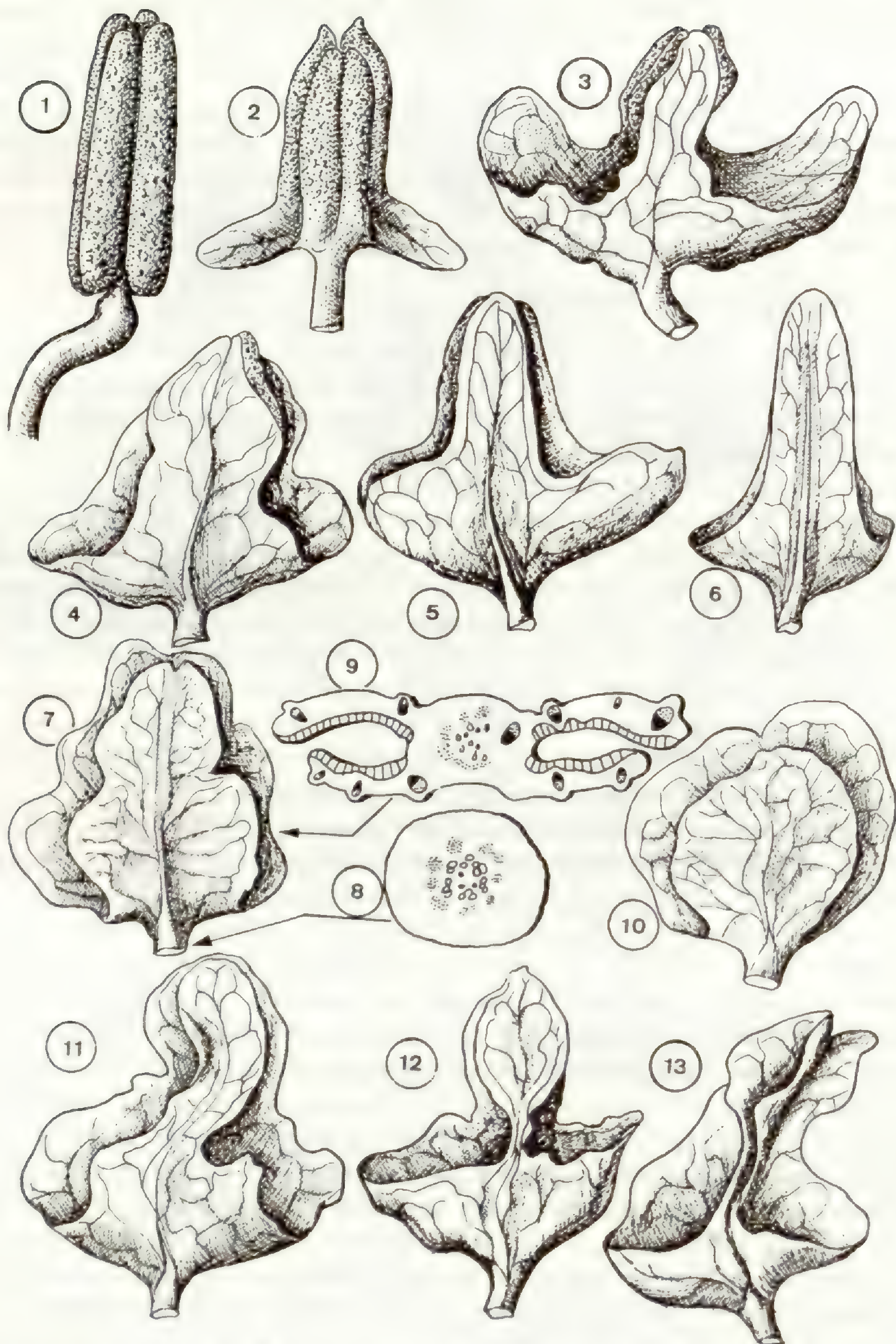


Fig. 28. — *Tropaeolum majus* : 1, Étamines normales, région anthérale. 2-13, Foliarisation de l'anthère. Vues ventrales. (Voir texte.) En 11-13, la portion supérieure de la lame antérieure tend à se séparer et se reployer en scyphie mériphylle médio-ventrale (voir la figure suivante). Noter en 8 le caractère multiple du faisceau centrique du filet et en 9 celui du faisceau médian de l'anthère.

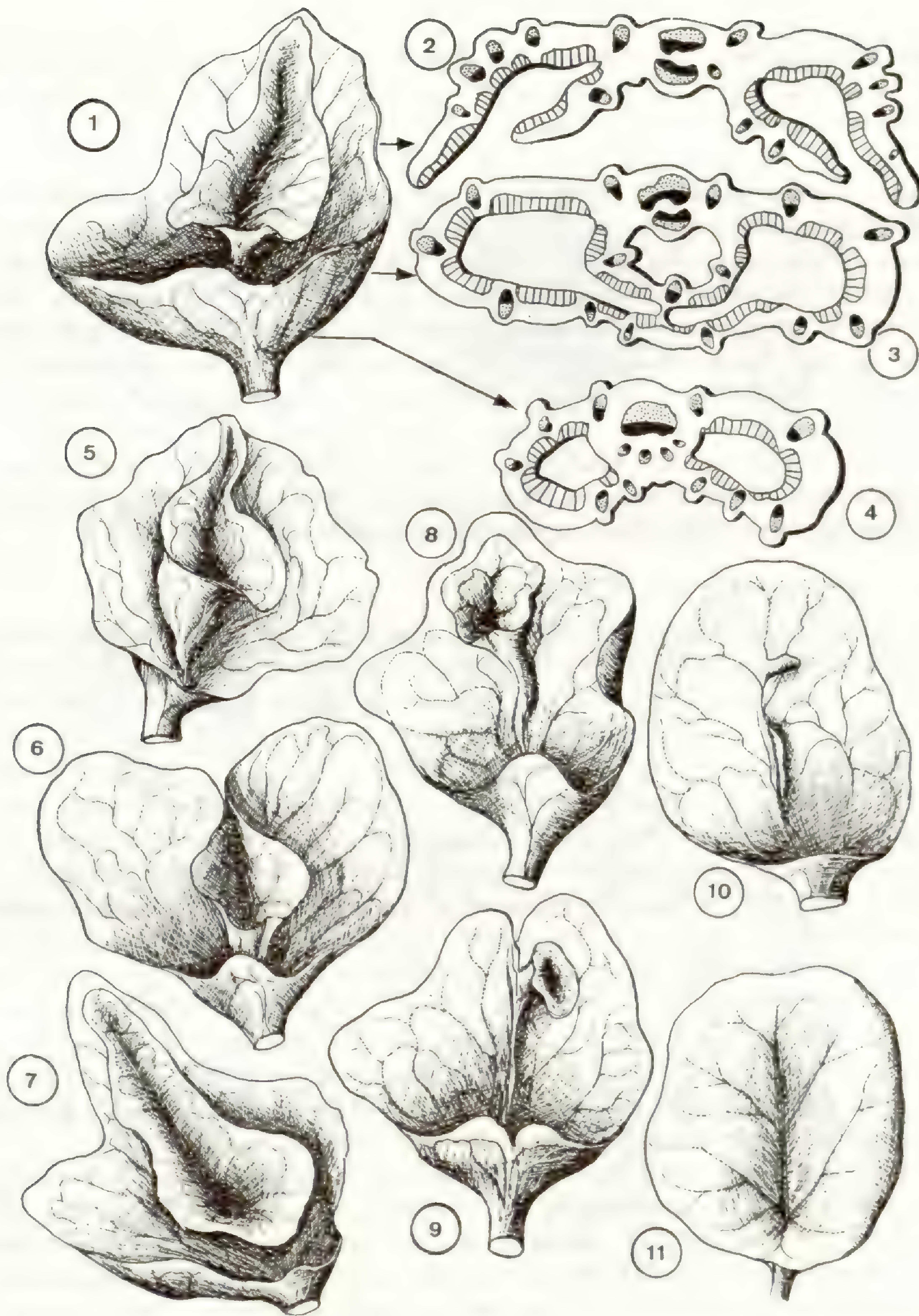


FIG. 29. — *Tropaeolum majus*, foliarisation de l'anthère, vues ventrales : 1-5, 7-9, Formation d'une scyphie mériphylle médio-ventrale, par isolement de la portion supérieure de la lame ventrale. 10, Cette scyphie est réduite à un lobule et une petite crête médiane. La lame ventrale existe en réalité dans tous ces cas sous forme d'un tube (3) ou d'un bourrelet (8-9) jusqu'au fond du cornet principal. Le mouvement qui permet son apparition est le même que celui qui assure la continuité de l'unité coronale des tépales de Narcisse tandis que subsiste la lame staminale antérieure. 11, Petit limbe pelté correspondant à un anthère très foliarisée. En 6, une scyphie ventrale semble correspondre au repli vers l'intérieur de la région médio-supérieure du limbe, avec suture des deux moitiés de celle-ci, comme dans les feuilles végétatives de *Pelargonium* (fig. 5).

lame coronale continue dans une étamine de Narcisse dont la lame antérieure persiste adnée à la lame postérieure (fig. 27/1). Le filet doit être hyperunifacial au moins dans sa partie supérieure. La scyphie ventrale peut être réduite (fig. 29/9), parfois à un simple mamelon (fig. 29/10).

Certaines scyphies semblent avoir une autre origine et résulter du pincement vers l'intérieur d'un pli apical médian du limbe (fig. 29/6) comme une partie de nos scyphies mériphylles de *Pelargonium* (fig. 5/1, 6-7). Dans ces cas, il ne s'agit donc pas de productions de la zone transverse dominant l'onglet. Ce dernier, devenu pétiole, est ici unifacial, comme le pétiole de la feuille de *Pelargonium*, mais des scyphies de ce genre peuvent évidemment exister sur des feuilles à pétiole bifacial, dénué donc de zone transverse.

Les scyphies mériphylles de Capucine, quelle que soit leur origine, sont des formations purement tératologiques qui n'ont aucun homologue normal chez cette plante. La transformation de l'étamine en feuille végétative se fait par disparition des encoches qui séparent les lames postérieure et antérieure et libération de celles-ci au niveau de leurs nervures médianes : l'étamine est alors devenue une petite feuille peltée (fig. 29/11).

L'androcée pseudo-polymère de *Philadelphus*

Est pseudo-polymère un androcée constitué d'un petit nombre d'étamines dont chacune subit un dédoublement, c'est-à-dire forme plusieurs anthères, et même plusieurs étamines. Chaque élément primitif de l'androcée peut prendre la forme d'une lame dont les anthères ou étamines filles sont des sortes de folioles. Nous avons vu que les marges d'un limbe foliaire (*Geranium*, fig. 1/4-5) ou pétalaire (*Narcissus*, fig. 26/9, voir aussi Čelakovsky, 1898*a*) peuvent produire de petites scyphies. Les étamines foliolaires ne sont que des scyphies diplophylles, et il n'est donc pas étonnant que nous ayons trouvé des pétales de *Clarkia* (fig. 15) dont des lobes marginaux étaient devenus de petites étamines.

Dans bien des cas, les étamines formées à partir d'un seul primordium primitif de l'androcée paraissent, au moins à l'état adulte, isolées dès leur insertion sur le réceptacle mais leur ensemble est encore vascularisé par un seul tronc libéro-ligneux. Il semble que dans ces cas intervienne un clivage extrêmement précoce du primordium originel avec régulation embryologique, de sorte que chacun de ses fragments devienne une étamine parfaite. Expérimentalement, il est possible d'obtenir deux étamines à partir d'un seul primordium par simple clivage chirurgical (Hicks, 1973) et il n'est donc pas surprenant qu'un clivage plus intense existe normalement chez certains taxons.

Chez les Saxifragacées comme chez les Rutacées, existent des androcées obdiplostémones, diplostémones, haplostémones ou parfois polymères. La polymérie est évoluée dans ces familles, et tout porte à penser qu'il s'agit d'une pseudo-polymérie. Dans le cas des Saxifragacées, le Seringat (*Philadelphus coronarius* L.) présente de nombreuses étamines qui sont assez nettement réparties en quatre faisceaux épisépales. Dans chaque faisceau, les étamines médianes sont les plus grandes, la taille de leurs voisines diminuant progressivement de part et d'autre (fig. 30/1-2). Il paraît donc bien s'agir d'un androcée pseudopolymère, en réalité haplostémone et tétramère comme les autres verticilles de la fleur de cette espèce. C'était déjà l'opinion de Payer (1857).

On pourrait penser que le traitement d'un pareil androcée par le 2.4-D détermine le développement de structures correspondant à chacune des quatre étamines primordiales. Nous n'avons que très partiellement obtenu ce résultat. Des soudures entre filets peuvent



Fig. 30. — *Philadelphus coronarius* : 1, Diagramme de la fleur normale. Pétales en noir. Les groupes staminaux sont soulignés par des arcs grisés qui correspondent aux primordiums visibles au début de l'ontogénie (voir Payer, 1857). 2, Coupe longitudinale d'une fleur normale. Les étamines peuvent aussi se placer sur deux rangs dans chaque groupe. 3, Anthère normale. 4, Diagramme d'une fleur traitée par le 2.4-D. Certaines étamines sont soudées (trait noir). Comme les soudures ne sont intervenues qu'entre éléments d'un groupe, elles reviennent à une non-individualisation des éléments staminaux. 5-10, Étamines à anthères (et filets) doubles ou multiples. (Voir texte.) 11, Diagramme d'une fleur de pied traité par le 2.4-D. Soudures staminales entre pièces de groupes épisépales distincts. 12-14, Étamines à filet multiple, au moins inférieurement, résultant de soudures qui correspondent à des individualisations imparfaites des étamines d'un même groupe.

intervenir entre certaines étamines d'un groupe déterminé (fig. 30/4-10) et, dans ces cas, on peut voir parfois que les filets des étamines médianes d'un groupe épisépale forment une lame qui se soude à la surface supérieure des pétales voisins, lesquels tendent à s'involuter à la manière de ceux de *Cucurbita* (fig. 31/4-5). Les étamines latérales de chaque groupe ne s'associent pas en lame, mais se disposent en tube ou en prisme irrégulier, ce qui accentue grandement l'individualité des groupes (fig. 31/4, 6). Les anthères s'ouvrent alors vers l'intérieur du tube ou prisme que forment les étamines, et les étamines internes sont adnées à l'ovaire. Il semble aussi qu'indépendamment des étamines normales qui sont soudées à la surface externe de leurs régions reployées, les pétales puissent produire des lobes marginaux (fig. 31/8) qui se transforment en étamines (fig. 31/7, voir aussi le diagramme de la figure 31/6) de la même façon que chez les *Clarkia*. Dans la figure 31/7, deux filets sont de plus unis au pétale, de même qu'à celui de la figure 31/8, dont les lobes sont stériles.

Il est également fréquent que les étamines de chaque groupe tendent à se disposer en tube sans qu'elles soient unies aux pétales. Dans ce cas (fig. 31/1) les tubes staminaux adjacents ont souvent leurs étamines internes unies à l'ovaire (fig. 31/2-3) et confluent généralement entre voisins, quoique leur identité demeure aisément décelable.

Mais ce ne sont pas là les seules modifications induites par le 2.4-D. Il est manifeste que des soudures peuvent aussi intervenir entre filets d'étamines appartenant à des groupes différents (fig. 30/11). Il se produit alors des lames faites de folioles staminales provenant de deux primordiums originels distincts. La chose n'est pas surprenante, puisque le 2.4-D induit volontiers des soudures entre phyllomes végétatifs ou floraux différents, mais elle montre que la composition de l'androcée ne peut être établie par des travaux de ce genre considérés seuls. Le 2.4-D peut du reste déterminer l'union des pétales de Seringat en une corolle gamopétale sans modifier l'androcée (fig. 32/4-6). Il peut aussi induire des unions de marges sépalaires (fig. 32/2-3), ou conduire à la soudure de l'ensemble de tous les filets en un tube parfait (fig. 32/8-9) ou en deux gouttières, ne laissant éventuellement libres que quelques filets entre les marges adjacentes des gouttières (fig. 32/7).

Les formations pluristaminées résultant du traitement au 2.4-D (fig. 30/12-14) sont constituées d'une lame probablement unifaciale, divisée en de nombreux filets qui sont chacun terminés par une anthère. Il est possible aussi que la lame soit bifaciale, mais puisque les filets en lesquels elle se résout sont nécessairement unifaciaux, ils doivent alors présenter une zone transverse au niveau de leur insertion, comme les pétiolules des scyphies foliaires marginales.

Lorsque les étamines sont unies sous l'effet du traitement au 2.4-D, elles forment pour ainsi dire des monstres doubles (fig. 30/5-7) ou multiples (fig. 30/8-14). Dans certains cas (fig. 30/5, 7), le 2.4-D semble avoir empêché l'aboutissement de la fragmentation d'une partie du champ staminal épisépal en étamines parfaites dès le tout début du développement, alors que se formaient les anthères. Lorsque l'effet de cette substance est intervenu plus tard, l'individualisation des anthères a été respectée, mais celle de leurs filets a été affectée (fig. 30/6). Dans le cas de la figure 30/6, le 2.4-D a agi au cours de l'allongement des filets correspondant aux deux anthères, de sorte que la partie inférieure de ceux-ci, la dernière formée, constitue un filet bivalent. L'étamine bifide adnée au pétale de la figure 31/7 se comprend de même. Intervenant plus largement au moment de la formation des anthères, le 2.4-D conduit à l'apparition de monstres à un seul filet et multiples anthères (fig. 30/8-10). Intervenant largement encore, mais après l'individualisation des

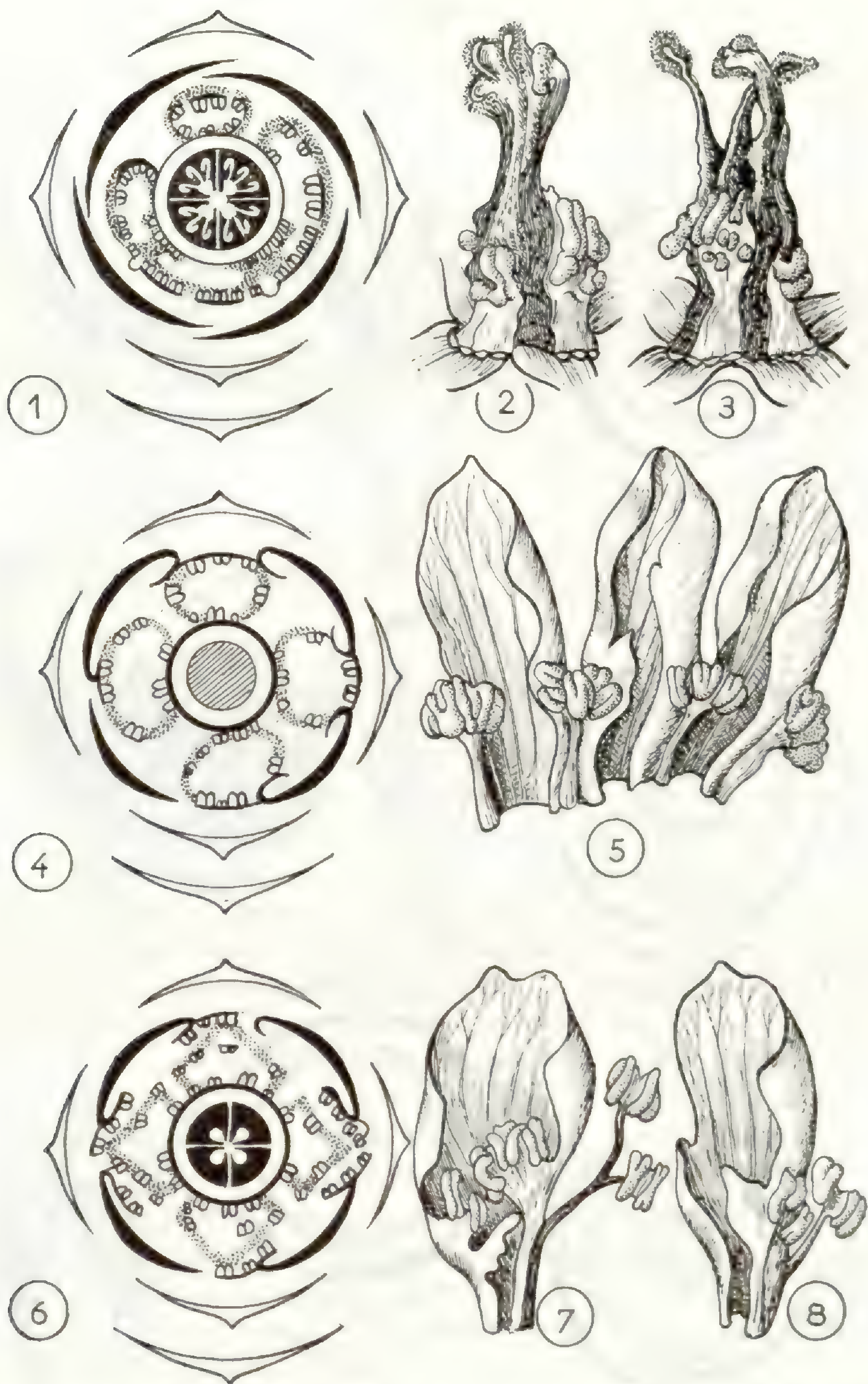


Fig. 31. — *Philadelphus coronarius* : 1, Diagramme d'une fleur traitée au 2.4-D. Enroulement des groupes épisépales d'étamines avec union (non-individualisation) de certains de leurs constituants et union vraie entre des étamines des trois groupes latéraux et inférieur. 2-3, Étamines à filet multiple adnées à l'ovaire. 4, Diagramme d'une fleur traitée au 2.4-D. Enroulement des groupes staminaux avec union de certaines de leurs étamines aux pétales et à l'ovaire. Les étamines unies aux pétales sont de plus unies entre elles (imparfaitement individualisées). Involution des marges pétalaires. 5, Portion étalée de la corolle de la fleur de la figure précédente, vue ventrale. 6, Diagramme d'une fleur traitée au 2.4-D. Formation de prismes staminaux à partir des groupes d'étamines, adnation de certaines étamines à l'ovaire et aux pétales comme en 4. Les pétales, encore involutés au bord, ont de plus formé des anthères sur leurs propres lobes inférieurs. 7, Pétale de la fleur précédente ; il a développé des anthères sur deux lobes latéraux involutés et il est uni dorsalement à une étamine bifide. 8, Pétale involuté et lobé, mais stérile, uni à une étamine multiple.

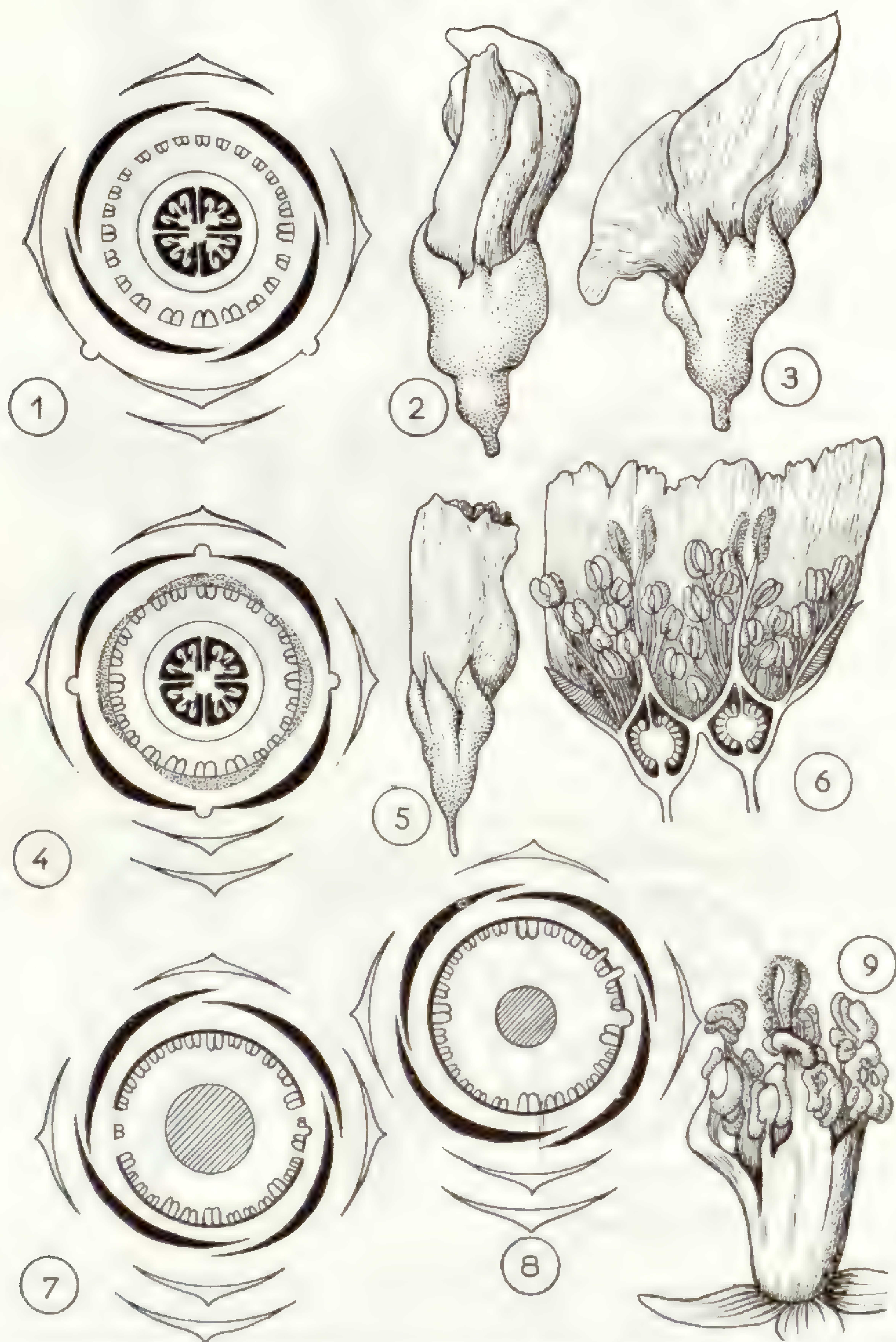


Fig. 32. — *Philadelphus coronarius* : 1, Diagramme d'une fleur à groupes staminaux peu nets, surtout l'adaxial. 2-3, Fleurs traitées par le 2.4-D. Gamosépalie, corolle réduite. 4, Diagramme d'une fleur devenue gamopétale par action du 2.4-D. Groupes staminaux assez distincts, soulignés d'arcs grisés. 5-6, Cette fleur en vue latérale, intacte et fendue. 7-8, Diagrammes de fleurs à androcée formant un tube (8) ou deux gouttières, obtenues par action du 2.4-D. Dans le tube staminal de la fleur 8 se reconnaissent les quatre grandes étamines qui marquent le milieu des groupes épisépales. 9, Androcée en tube d'une fleur du type de celle de la figure 8.

anthères et tandis que s'allongent les filets, il mène à la réalisation de lames terminées par plusieurs filets munis chacun de son anthère (fig. 30/12-14). Certains androcées normaux de *Philadelphus* et autres plantes présentent des dispositions comparables à ces diverses monstruosités, en particulier des étamines bifides. C'est sans doute en intensifiant la croissance tangentielle des constituants des champs staminaux que le 2.4-D conduit à leur réunion suivie de leur croissance en une seule masse. Lorsque cette union a lieu entre constituants d'un même champ, elle ne fait que tendre à reproduire le stade primitif, au moins typologiquement, dans lequel le champ ne formait qu'une seule étamine. Mais comme les quatre champs staminaux sont jointifs, le 2.4-D détermine tout aussi bien la confluence de portions adjacentes de champs différents.

CONCLUSION

Nous ne pouvons guère que résumer très brièvement ici les conclusions que nous avons déjà tirées de nos précédentes observations (voir en particulier Guédès, 1979) et qui se trouvent, pensons-nous, mieux établies encore après examen des présents documents.

Il n'existe point de différence tranchée entre phyllomes végétatifs et floraux, tous les intermédiaires possibles existant entre eux au moins tératologiquement. Le fait est illustré ici par la virescence de l'étamine de Capucine, et les cas de pétalisation d'étamines, de staminisation de pétales et de carpellisation d'étamines. La phyllotaxie des phyllomes végétatifs n'est pas essentiellement distincte de celle (anthotaxie) des phyllomes floraux, puisque des phyllotaxies intermédiaires apparaissent à l'occasion, ici chez le *Merremia*. Les phyllomes végétatifs présentent éventuellement des détails structuraux qui sont plus répandus dans les phyllomes reproducteurs : certaines feuilles sont peltées ou à pétiole unifacial comme certains pétales sont peltés aussi ou à onglet unifacial : la diplophyllie, rare à l'état végétatif, est commune dans la fleur et elle est en particulier universelle chez les étamines. Le périgone de Narcisse fournit un magnifique exemple de tépales diplophylles, essentiellement organisés comme les pétales de Renoncule. Les modifications tératologiques que connaissent les feuilles sont très comparables à celles qui apparaissent dans les pièces florales, ou à certaines dispositions normales de celles-ci. La formation de scyphies mériphylles marginales sur un rachis foliaire, assez rare à l'état végétatif, semble être constante dans les carpelles, dont les ovules sont de telles scyphies, fort complexes alors. Les feuilles végétatives comme les pièces foliaires sont susceptibles de s'unir en formations plurivalentes : colliers foliaires, calices et corolles gamosépales ou gamopétales, tubes staminaux, gynécées syncarpes. Tandis que ces unions sont généralement marginales chez les feuilles et les pièces périanthaires, elles interviennent selon des régions des surfaces dorsales des phyllomes adjacents dans les pièces sexuées, qu'il s'agisse d'étamines ou de carpelles. Mais les tépales ou pétales diplophylles sont eux aussi unis selon des lignes des zones dorsales de leurs onglets unifaciaux, et même des pétales bifaciaux comme ceux de Courge peuvent, en repliant leurs marges, s'unir par leurs surfaces dorsales, à la manière des carpelles d'un gynécée à placentation pariétale.

La régulation embryonnaire permet à un seul primordium de former plusieurs phyl-

lomes. Cette manière d'exprimer les faits revient simplement à moderniser l'expression de la notion de ' dédoublement ' conçue dès 1826 par Moquin-Tandon, admise notamment par Payer, et négligée pourtant de nos jours. La plus grande partie des androcées à nombreuses étamines correspondent ainsi au dédoublement de quelques étamines élémentaires. Il va de soi que la compréhension de tels androcées est indispensable à la reconstitution de la phylogénie des taxons qui les possèdent. Le dédoublement n'est pas inconnu non plus chez les corolles. Il est en rapport avec le développement des pièces foliolaires à forme de phyllomes entiers. La production de plusieurs étamines par les pétales de *Clarkia* fournit un bel exemple de ce dernier phénomène.

L'ensemble des Angiospermes, d'allure si multiforme, révèle à l'examen une homogénéité morphologique tout à fait remarquable. A tout moment le morphologiste est amené à comparer des dispositions observées dans les familles les plus diverses. De cela, il conclut que toutes les Angiospermes relèvent d'un même type morphologique. Le phylogéniste conclut, lui, qu'elles ont toutes un commun ancêtre. Mais sans en convenir généralement, il ne peut parvenir à cette conclusion que par l'admission implicite de celle du morphologiste. Comment en serait-il autrement, puisqu'il n'a pas assisté à l'évolution du groupe ?

Tous deux, quoi qu'il en soit, comprennent bien que le systématicien soit souvent dans l'embarras lorsqu'il s'agit de découper en taxons naturels un ensemble dont les membres manifestent entre eux des relations si intriquées

Nous formons finalement le souhait que ces quelques exemples contribuent à attirer l'attention sur l'intérêt des études de tératologie comparée pour la compréhension de l'organisation des plantes à graines. Ces études s'inscrivent parfaitement dans le cadre des recherches de morphogenèse. Elles font fréquemment usage d'expériences naturelles qui bien souvent sont plus instructives que celles des morphogénéticiens. Serait-il sage de leur reprocher d'être trop belles et pour cela de les répudier ?

RÉFÉRENCES

Amer, M., P. Woltz, B. El Ajzein et P. Neville, 1977. — Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. ... *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, D*, **285** : 213-216.

Bailey, L. H., 1949. — Manual of cultivated plants. Rev. ed. New York, Mac Millan.

Baum, H., 1952. — Die doppelspreitigen Petalen von *Ranunculus auricomus* und *neapolitanus*. *Oest. bot. Z.*, **99** : 65-77.

Breindl, M., 1934. — Zur Kenntnis der Baumekanik des Blütenkelches der Dikotylen. *Bot. Arch.*, **35** : 191.

Čelakovsky, L. J., 1898*a*. — Über die Bedeutung und den Ursprung der Paracorolle der Narcisseen. *Bull. intern. Acad. Sc. Emper. Fr.-Jos. 1er Sc. math. nat.*, 2, **7** (13) : 1-15.

— 1898*b*. — Über petaloid umgebildete Staubgefässe von *Philadelphus coronarius* und von *Deutzia crenata*. *Oest. bot. Z.*, **48** : 371-380, 416-419.

Dupuy, P., 1963. — Contribution à l'étude de quelques problèmes de morphologie et de tératologie chez les Angiospermes. Thèse, Poitiers.

Gavaudan, P., et P. Dupuy, 1962. — Induction expérimentale de feuilles diplophylles chez *Pelargonium zonale* L'Hér. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **156** : 352-354.

GOEBEL, K., 1886. — Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. *Jahrb. wiss. Bot.*, **17**, 207-296.

GUÉDÈS, M., 1966. — Stamen, tepal and corona in *Narcissus*. *Adv. Front. Pl. Sc.*, **16** : 113-116.

— 1968*a*. — Homologies de l'étamine et du carpelle chez *Veronica longifolia* L. *Bot. Jahrb.*, **88** : 382-409.

— 1968*b*. — Le carpelle et le gynécée de *Merremia angustifolia* Hall. *Cellule*, **67** : 137-161.

— 1972*a*. — Stamen-carpel homologies. *Flora*, **161** : 184-208.

— 1972*b*. — Contribution à la morphologie du phyllome. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, B, **21** : 1-180.

— 1979. — Morphology of seed plants. Vaduz, Cramer.

GUÉDÈS, M., et P. DUPUY, 1970. — Further remarks on the ' leaflet theory ' of the ovule. *New Phytol.*, **69** : 1081-1092.

GUÉDÈS, M., et P. DUPUY, 1980. — Morphology of compound leaves in the Fabaceae. *Bot. Jahrb.*, sous presse.

GUÉDÈS, M., et J.-P. GOURRET, 1973. — Architecture des phyllomes végétatifs et floraux. Cas de *Catharanthus roseus*. *Flora*, **162** : 309-334.

HAGEMANN, W., 1970. — Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. *Bot. Jahrb.*, **90** : 297-413.

HICKS, G. S., 1972. — Development in vitro of surgically halved stamen primordia of tobacco. *Can. J. Bot.*, **50** : 2396-2400.

HIEPKO, P., 1964. — Das zentrifugale Androeceum der Paeoniaceae. *Ber dt. bot. Ges.*, **87** : 427-435.

— 1965. — Vergleichend-morphologische... Untersuchungen über das Perianth der Polycarpicae. *Bot. Jahrb.*, **84** : 359-426.

HIRMER, M., 1931. — Zur Kenntnis der Schraubenstellungen im Pflanzenreich. *Planta*, **14** : 132-206.

JAEGER, I., 1961. — Vergleichend-morphologische Untersuchungen des Gefässbündelsystems peltater Nektar- und Kronblätter sowie verbildeter Staubblätter. *Oest. bot. Z.*, **108** : 433-504.

LYNDON, R. F., 1978*a*. — Flower development in *Silene*... *Ann. Bot.*, **42** : 1343-1348.

— 1978*b*. — Phyllotaxis and the initiation of primordia during flower development in *Silene*. *Ann. Bot.*, **42** : 1349-1360.

MASTERS, M. T., 1869. — Vegetable teratology. Londres, Ray Society.

MOQUIN-TANDON, A., 1826. — Essai sur les dédoublements... Montpellier.

MULLER, J., 1863. — Notice sur la nature des anthères d'après une monstruosité de *Jatropha pohliana*. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, **17** : 449-453.

NEVILLE, P., 1968. — Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. *Ann. Sci. nat., Bot.* 12e sér., **9** : 433-510.

PAYER, J.-B., 1857. — Traité d'organogénie comparée de la fleur. 2 vol., Paris, Masson.

PENZIG, O., 1884. — Miscellanea teratologica. *Mem. reale Ist. lomb. Sc. Lett.*, **15**, 177-212.

— 1921-22. — Pflanzenteratologie, 2te Aufl. 3 vol. Berlin, Borntraeger.

PURI, V., 1954. — Studies in floral morphology VII. On placentation in the Cucurbitaceae. *Phytomorphology*, **4** : 278-299.

RAUD, G., 1963. — Organographie de la capsule de *Datura stramonium* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **110** : 216-238.

RAUH, W., 1942. — Über Blattbildung von *Discopleura capillacea*. *Bot. Arch.*, **44** : 8-27.

RODIGAS, E., 1866. — Notice sur les ascidies tératologiques d'un *Caragana*. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, **5** : 113-121.

Sachs, T., 1969. — Regeneration experiments on the determination of the form of leaves. *Israel J. Bot.*, **18** : 21-30.

Sattler, R., 1973. — Organogenesis of flowers. Toronto, Toronto University Press.

Schoffel, K., 1932. — Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. *Planta*, **17** : 315-371.

Schoute, J. C., 1935. — On corolla aestivation and phyllotaxis of floral phyllomes. *Verh. K. Akad. Wet.*, Amsterdam, Afd. Nat. 2. Sect., **34** (4) : [lv-] 77 p.

Troll, W., 1939. — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen I. Vegetations-organe 2. Berlin, Borntraeger. Réimpr. Koenigstein/Ts, Koeltz, 1967.

Van Tieghem, P., 1875. — Recherches sur la structure du pistil et l'anatomie comparée de la fleur. *Mém. prés. div. Sav. Inst. Fr.*, **21** : 1-261 (paru en 1871).

Worsdell, W. C., 1915-16. — The principles of plant teratology. 2 vol. Londres, Ray Society.

Wydler, H., 1852. — Über Verdoppelung der Blattspreite. *Flora*, **25** : 737-743.

Manuscrit déposé le 13 novembre 1979.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **2**, 1980,
section B, n° 2 : 145-207.

Le genre *Staurastrum* (Algues Chlorophycées, Desmidiées) dans le nord-est de l'Argentine

par Guillermo Tell *

Résumé. — Ce travail est consacré aux espèces, variétés et formes du genre *Staurastrum* de la région tropicale de l'Argentine. Cent cinq taxa sont signalés, parmi lesquels 16 % sont nouveaux, 17 % étaient connus seulement pour le Brésil et 77 % sont cosmopolites ou strictement tropicaux. Les limites méridionales dans le continent américain sont signalées pour de nombreuses espèces tropicales.

Abstract. — This paper deals with species, varieties and forms of genus *Staurastrum* from the tropical area of Argentina. 105 taxa are signaled, among which 16 % are new. 17% were known only for Brazil and 77 % are cosmopolitan or strictly tropical. The southern limits in the american continent are indicated for many tropical species.

Précédemment (Tell, 1980), nous avons fait référence aux recherches que nous effectuons sur les algues d'eau douce de la région tropicale de l'Argentine, principalement de la province de Corrientes. Dans ce travail consacré au genre *Staurastrum* nous présentons 105 taxa : espèces, variétés et formes. Parmi ceux-ci 16 % sont nouveaux, et 17 % étaient connus seulement du Brésil. La plupart des 77 % restants sont cosmopolites, mais quelques-uns sont connus seulement des régions tropicales. La distribution géographique de nombreuses espèces et variétés du genre *Staurastum* est ainsi élargie et les limites méridionales des espèces tropicales de l'Amérique du Sud sont établies.

Liste des taxa nouveaux pour la Science : *St. guarrerae*, *St. aciculiferum* var. *burkartii*, *St. columbetoides* var. *pusilla*, *St. distentum* var. *tropica*, *St. gemelliparum* var. *fabrisii*, *St. leptocladum* var. *agilis*, *St. lezae* var. *argentinensis*, *St. octoverrucosum* var. *cabrerae*, *St. octoverrucosum* var. *dawsonii*, *St. pinnatum* var. *neiffii*, *St. elaticeps* fa. *simplex*, *St. hexacerum* var. *ornatum* fa. *minor*, *St. javanicum* var. *subanchoroides* fa. *multiornata*, *St. pseudosebaldi* var. *latum* fa. *multiverrucosa*, *St. richianum* fa. *tridentatus*, *St. subcyclacanthum* fa. *bidentatum*, *St. tectum* var. *ayayense* fa. *nana*.

Abréviations utilisées dans le texte : Long. cell. s. proc. : longueur des cellules sans bras ; c. : avec bras ; lat. s. proc. : largeur sans bras ; lat. isthm. : largeur de l'isthme ; acul. : épines ; crass. : épaisseur.

* *Département des Sciences Biologiques, Faculté des Sciences Exactes et Naturelles, Université de Buenos Aires.*

Ce travail a été réalisé grâce à une bourse accordée par le Conseil National de la Recherche Scientifique et Technique (CONICET) de la République Argentine au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

La fréquence de chaque taxon est indiquée après la date de récolte au moyen des abréviations suivantes : R = rare ; F = fréquent ; A = abondant.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance au Centre d'Écologie Appliquée du Littoral de la République Argentine (CECOAL) pour la récolte de la plupart des échantillons, au Pr. Pierre Bourrelly pour sa collaboration et ses critiques du texte, et à M. Alain Couté pour la rédaction des diagnoses latines.

Staurastrum aciculiferum (West) Anders var. **burkartii** nov. var. (Pl. I, 10.)

Cette nouvelle variété se caractérise par le manque total d'aiguillons sur l'apex. Les bras sont toujours un peu ondulés à la base. Les bras de chaque hémisomate peuvent être tous simples ou tous bifides mais on trouve des exemplaires ayant un bras simple et les deux autres bifides ou inversement. Ces variations se présentent aussi bien pour un même hémisomate que pour toute une cellule. La membrane cellulaire est toujours finement ponctuée.

A typo in apice tota privatione spinarum differt. Long. cell. s. proc. 22 µm ; c. 20-23 µm ; lat. s. proc. 18 µm ; c. 33-35 µm ; lat. isthm. 4,5 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. I, 10. In Gonzalez *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 18.VII.1977, *et* Totoras *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 19.V.1977, F.

St. anatinum Cooke & Wills *in* Cooke, 1880, *Grevillea*, p. 93, t. 139, f. 6, forma. (Pl. IX, 2.)

Cette forme se distingue de l'espèce par son absence d'ornementation apicale. Chaque bras présente 4-5 ondulations et se termine toujours par 3 épines.

Long. cell. s. proc. 25 µm ; c. 19 µm ; lat. s. proc. 22 µm ; c. 47-52 µm ; lat. isthm. 7,5 µm.

Argentine (Corrientes, étang Medina, 15.II.1978, F ; étang Fernández, 12.II.1977, F ; étang Trim, 16.II.1978, F).

St. anatinum Cooke & Wills fa. **denticulatum** (G. M. Smith) Brook, 1959, *Trans. R. Soc. Edinb.*, **63** (3,26) : 596, t. 2, f. 1-3, 5-8 ; t. 4, f. 1-5, 8. (Pl. VII, 6.)

Bas. et iconotypus : *St. anatinum* var. *denticulatum* G. M. Smith, 1924, *Bull. Univ. Wis.*, p. 95, t. 75, f. 21-25.

Cette forme se caractérise par les petites dents que présente l'apex. Les bras ont plus d'ondulations que la forme précédente, de 8 à 10 sur toute leur longueur.

Long. cell. s. proc. 22 µm ; c. 33 µm ; lat. s. proc. 22 µm ; c. 67 µm ; lat. isthm. 15 µm.

Cosmopolite ; Argentine (Corrientes, étang Trim, 16.II.1978, F).

St. anchora W. & West, 1896, *Trans. Linn. Soc. Lond.*, **5** (5) : 266, t. 17, f. 21, 22, var. **anchora**, 2-radiata, 3-radiata. (Pl. VI, 1 ; XI, 1.)

La description originale de cette espèce est basée sur des individus à 2 bras. Dans nos matériels nous avons rencontré des individus à 2 et 3 bras. Dans les deux cas on observe la même forme « en cloche » des hémisomates et une ornementation apicale identique.

Long. cell. s. proc. 62-78 µm ; c. 35-45 µm ; lat. s. proc. 30-33 µm ; c. 145-160 µm ; lat. isthm. 15-19 µm.

USA ; Argentine (Corrientes, étang Las 3 Hermanas, 23.I.1978, F).

St. ankyroides Wolle var. **abbreviatum** Skuja, 1949, *Nova Acta R. Soc. Scient. upsal.*, ser. IV, **14** (5) ; 152, t. 36, f. 3-4. (Pl. XII, 5.)

Cette espèce a des affinités avec *St. galpinii* Nordst., de laquelle elle se distingue, principalement, par le nombre inférieur de ses bras. Dans notre matériel nous trouvons plusieurs exemplaires à 4-5 bras. Les protubérances ornant l'apex peuvent être uni-bi-multipartites.

Long. cell. s. proc. 30 µm ; lat. s. proc. 12-14 µm ; c. 55-58 µm ; long. proc. 22 µm ; lat. isthm. 8 µm.

Birmanie ; Argentine (Corrientes, étang Iberá, 6.X.1977, F).

St. arctiscon (Ehrenb.) Lund., 1871, *Nova Acta R. Scient. upsal.*, ser. III, **8** (2) : 70, t. 4, f. 8. (Pl. XIV, 2.)

Bas. : *Xanthidium arctiscon* Ehrenb., 1843, *Physik. Abh. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 1841 : 138

Cette espèce présente une double rangée de bras dans chaque hémisomate, 6 dans la série supérieure et 9 dans l'inférieure. Les bras supérieurs sont dirigés vers l'extérieur, tandis que ceux de la série inférieure sont presque parallèles. Le corps des hémisomates est hémisphérique et sans ornementation.

Long. cell. s. proc. 58 µm ; c. 125 µm ; lat. s. proc. 90 µm ; c. 115 µm ; lat. isthm. 26 µm.

Probablement cosmopolite ; Argentine (Corrientes, étang El Maeá, 30.IV.1978, F).

St. asterioideum W. & West var. **nanum** (Wille) Grönbl., 1948, *Bot. Notiser.*, **4** : 418, 419, f. 29-30. (Pl. XVI, 6.)

Bas. et iconotypus : *St. gracile* Ralfs var. *nanum* Wille, 1880, *Christ. Vidensk.-Selsk. Förhandl.*, **11** : 46, t. 2, f. 31.

Nos exemplaires ont 5-6 bras qui présentent, à leur base en vue apicale, une brève épine de chaque côté, et finissent par 4 courtes épines. En vue frontale les hémisomates sont lisses.

Long. cell. s. proc. 17 µm ; c. 17 µm ; lat. s. proc. 11 µm ; c. 24-27 µm ; lat. isthm. 6,5 µm.

Probablement cosmopolite ; Argentine (Corrientes, étang Medina, 15.II.1978, R).

St. bibrachiatum Reinsch var. **cymaticum** W. & West, 1894, *Trans. Linn. Soc. Lond.*, sér. 2, **5** : 74, t. 8, f. 28. (Pl. II, 8.)

Cette variété présente en vue frontale de chaque hémisomate, 2 bras profondément divisés. Chaque appendice a six ondulations parallèles et se termine par 3 petites épines.

Long. cell. s. proc. 10 µm ; c. 33 µm ; lat. s. proc. 8 µm ; c. 34 µm ; lat. isthm. 5 µm.

Madagascar ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 12.II.1977, F).

St. bicoronatum Johns. var. **philippinense** Behre, 1956, *Arch. Hydrobiol.*, **23** (1) : 70, t. 7, f. 4 a-b, forma. (Pl. VII, 9.)

Nos exemplaires sont légèrement plus courts que ceux de la variété-type et la base de leur hémisomate est sensiblement élargie. En vue frontale les bras se présentent nettement ondulés. En vue apicale on observe entre chaque bras deux prolongements bifides à l'apex.

Long. cell. s. proc. 18 µm ; c. 15 µm ; lat. s. proc. 14 µm ; c. 36 µm ; lat. isthm. 5 µm.

Philippines ; Argentine (Corrientes, étang Salada, 15.VII.1978, F).

St. bicoronatum Johns. var. **simplicius** W. & West, 1896, *Trans Linn. Soc. Lond.*, **5** (5) : 264, t. 17, f. 6, forma. (Pl. XI, 3.)

En vue apicale la base des bras présente, de chaque côté, deux forts prolongements dichotomisés à l'apex. Notre forme se distingue de la variété par la série de petites épines ornant la base des hémisomates.

Long. cell. s. proc. 18 µm ; c. 18 µm ; lat. s. proc. 10 µm ; c. 29 µm ; lat. isthm. 4,5 µm.

Argentine (Corrientes, étang Las 3 Hermanas, 23.I.1978, F). La variété *simplicius* est connue des USA.

St. bieneanum Rabenh. var. **depressum** Messik., 1960, *Schweiz. Z. Hydrol.*, **22** (1) : 219, f. 12. (Pl. I, 4.)

Dans cette variété, les cellules sont plus aplaties que dans l'espèce-type.

Long. cell. 25 µm ; lat. 25 µm ; lat. isthm. 7 µm.

Suisse ; Argentine (Corrientes, étang El Carrafeño, 14.VII.1978, F).

St. boergesenii (Boerg.) Racib. var. **elegans** Borge, 1925, *Arkiv. Bot.*, **19** (17) : 40, t. 5, f. 12, 6-radiata. (Pl. XIII, 5.)

Cette variété hexaradiée se caractérise par la présence à l'apex de 6 appendices terminés par 2 fortes épines. En vue frontale et au niveau de la base de chaque hémisomate on distingue une série d'épines bifides proéminentes. Les bras finissent en deux forts prolongements.

Long. cell. s. proc. 52 µm ; c. 64 µm ; lat. s. proc. 35 µm ; c. 90 µm ; lat. isthm. 22 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. boergesenii (Boerg.) Racib. var. **simplicior** Racib., 1892, Nakl. Akad. Umiejetnosci, p. 29, t. 2, f. 7.

Les bras de cette variété hexaradiée portent dans l'apex deux robustes épines. L'apex est orné de 6 courts prolongements finissant par une épine unique, non divisée. En vue frontale et proche de l'isthme est disposée une série de 12 épines, parfois brièvement dichotomisées à la base.

Long. cell. s. proc. 50 µm ; c. 58 µm ; lat. s. proc. 32 µm ; c. 68 µm ; lat. isthm. 19 µm.

Cette variété a été signalée une seule fois pour Buenos Aires. Argentine (Corrientes, étang Fernández, 12.II.1977, F).

St. brasiliense Nordst., 1870, *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren.*, 1869, nº 14-15 (1870) : 227, t. 4, f. 39, var. **brasiliense**. (Pl. XV, 1.)

Cette variété de grandes dimensions présente un apex quadrangulaire avec trois fortes épines partant de chacun des angles. Ces épines s'épaississent à la base d'une façon marquée. En vue frontale, les hémisomates ont les côtés convexes, tandis que la marge apicale est concave.

Long. cell. s. proc. 65 µm ; c. 125 µm ; lat. s. proc. 45 µm ; c. 120 µm ; lat. isthm. 23 µm.

Espèce largement distribuée, probablement cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Trim, 16.II.1978, E ; étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. cerastes Lund. var. **pulchrum** Scott & Grönbl., 1957, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (8) : 33, t. 20, f. 5, forma. (Pl. XII, 4.)

La localité-type de cette variété est aux USA. Par la suite, elle fut rencontrée quatre fois, en Indonésie, en Sierra Léone, au Brésil et en Côte d'Ivoire, et elle fut décrite à chaque occasion comme une forme différente. Le fait qu'il y ait autant de formes que d'observations semblerait indiquer un polymorphisme marqué, chaque forme caractérisant l'une des localités. Il y a lieu de signaler qu'il n'y a aucune rencontre de deux formes pour une même région ni d'une même forme pour deux régions différentes.

Notre forme se sépare des autres par sa largeur supérieure. L'apex est orné de 6 groupes de fortes dents, bien divisées et disposées de façon circulaire. Les bras présentent des verrues bien marquées dont les dimensions diminuent à mesure qu'elles s'éloignent du corps cellulaire. En vue frontale à l'aisselle de chaque bras se présente un groupe de petites verrues qui se répètent dans l'épaississement que présentent les hémisomates dans la région isthmale.

La forme la plus proche de la nôtre est celle signalée par Grönbland (1968) pour la Sierra Leone, et qui atteint une largeur de 79 µm.

Long. cell. s. proc. 40 µm ; c. 0-3 µm ; lat. s. proc. 14 µm ; c. 85 µm ; lat. isthm. 9-10 µm.

Argentine (Corrientes, étang Las 3 Hermanas, 23.I.1973, F).

St. cingulum (W. & West) G. M. Smith, 1922, *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, **20** : 353, var. **cingulum**. (Pl. IX, 3.)

Bas. et iconotypus : *Staurastrum paradoxum* var. *cingulum* W. & West, 1903, *J. Linn. Soc.*, Bot., **35** : 548, t. 18, f. 6-7.

Cette espèce, franchement polymorphe, présente une distribution variée de petites épines sur ses hémisomates. Nous avons rencontré des exemplaires avec un nombre variable d'épines à l'apex.

Long. cell. s. proc. 13 µm ; c. 17 µm ; lat. s. proc. 6,5 µm ; c. 22 µm ; lat. isthm. 4,5 µm.

Cosmopolite ; Argentine (Corrientes, étang Iberá, 12.II.1978, R).

St. columbetoides W. & West var. **ginzbergeri** (Grönbl.) Scott, *in* Scott *et al.*, 1965, *Acta bot. fenn.*, **69** : 51, fa. **ginzbergeri**. (Pl. VI, 4.)

Bas. et iconotypus : *St. ginzbergeri* Grönbl., 1945, *Acta Soc. Sci. fenn.*, **2** (6) : 25, t. 10, f. 208.

Les hémisomates présentent 3 lobules ayant à peu près les mêmes dimensions, portant trois brèves épines de la même longueur. Les bras, longs et lisses, se bifurquent vers leurs extrémités et se terminent par deux fortes épines recourbées.

Long. cell. s. proc. 18 µm ; c. 105 µm ; lat. s. proc. 16 µm ; c. 65 µm ; lat. isthm. 8 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Iberá Sur, 12.II.1978, A).

St. columbetoides W. & West var. **ginzbergeri** (Grönbl.) Scott fa. **undulatum** (Först.) nov. comb. (Pl. VI, 7.)

Bas. et iconotypus : *St. ginzbergeri* fa. *undulatum* Först., 1964, *Hydrobiologia*, **23** (3-4) : 420, t. 31, f. 2.

Cette forme se distingue de la variété par ses dimensions légèrement inférieures, la forme des lobules et des dents proches du sinus et, principalement, par ses bras qui sont ondulés au lieu de lisses. Contrairement à ce qu'on observe dans la variété, les bras finissent en deux brèves épines.

Pour faire notre nouvelle combinaison nous suivons le critère de Scott *et al.* (1965, *Acta bot. fenn.*, **69** : 51) qui ont déjà suggéré de considérer *St. ginzbergeri* Grönbl. comme variété de *St. columbetoides*.

Long. cell. s. proc. 16 µm ; c. 68 µm ; lat. s. proc. 14 µm ; c. 45 µm ; lat. isthm. 7,5 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. columbetoides W. & West var. **pusilla** nov. var. (Pl. VI, 6.)

Cette nouvelle variété se distingue de l'espèce par ses dimensions très inférieures. En vue apicale, les hémisomates présentent à leur base quatre épaississements en forme de croix, avec un axe majeur dirigé dans la même direction que les bras et un axe mineur transversal. Les apex sont lisses. En vue frontale, l'épaississement central présente 4 petites

épines orientées vers l'isthme, tandis que les épaississements latéraux en présentent 6, distribuées en 3 groupes de 2. Les bras, situés sur des plans différents, sont longs et ondulés, se bifurquent à l'apex et finissent en 2 fortes épines courbes.

Parmi les variétés de *St. columbetoides*, notre entité se rapproche de la variété *ginzbergeri* par la bifurcation des extrémités des bras, et de la forme *undulatum* par la forme générale du corps cellulaire et les ondulations des bras. Elle s'en distingue, nettement, par ses dimensions très inférieures.

A typo minoribus dimensionibus et semicellularum basis ornatu differt. Long. cell. s. proc. 9 µm ; c. 36 µm ; lat. s. proc. 8 µm ; c. 35 µm ; lat. isthm. 5 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. VI, 6. In Iberá Sur *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 12.II.1978, F.

St. corniculatum Lund., 1871, *Nova Acta R. Soc. Scient. upsal.*, sér. III, **8** (2) : 57, t. 3, f. 23, var. **corniculatum**.

Dans nos exemplaires nous avons observé un développement différent des angles apicaux.

Long. cell. 32-34 µm ; lat. 22 µm ; lat. isthm. 21 µm.

Cosmopolite ; Argentine (Corrientes, étang Totoras, 4.III.1977, F).

St. coronulatum (Boldt) Först., 1969, *Amazoniana*, **2** (1/2) : 80, var. **coronulatum**, forma. (Pl. VII, 8.)

Cette forme quadriradiée se distingue de l'espèce par ses dimensions moindres. Les apex des hémisomates sont ornés d'une série de petites dents bifides parallèles à la marge. Les bras sont légèrement courbés en forme hélicoïdale, le sens des bras d'un hémisomate étant opposé au sens des bras d'un autre hémisomate.

Long. cell. s. proc. 29 µm ; c. 22-24 µm ; lat. s. proc. 14-17 µm ; c. 33-37 µm ; lat. isthm. 10 µm.

Argentine (Corrientes, étang Iberá Sur, 12.II.1978, F).

St. crenulatum (Näg.) Delp., 1877, Spec. Desm. subalp., p. 164, t. 12, f. 1-11, var. **crenulatum**. (Pl. X, 1.)

Bas. et iconotypus : *Phycastrum* (*Stenactinium*) *crenulatum* Näg., 1849, Gatt. einz. Algen., p. 129, t. 8 B, a.

Nos exemplaires présentent dans l'apex deux groupes de verrues bifides entre chaque bras. En vue frontale les hémisomates sont lisses.

Long. cell. s. proc. 19 µm ; c. 19 µm ; lat. s. proc. 9 µm ; c. 32 µm ; lat. isthm. 7 µm.

Probablement cosmopolite ; Argentine (Corrientes, étang Iberá Sur, 12.II.1978, F).

St. cyclacanthum W. & West, 1902, *Trans. Linn. Soc. Lond.*, **6** (3) : 189, t. 22, f. 18, var. **cyclacanthum**. (Pl. VII, 1.)

W. & West (1902) signalent pour le type une série de petites verrues à la base des hémisomates. Nos exemplaires présentent, au lieu de verrues, une série de petites épines.

Long. cell. s. proc. 34 µm ; c. 42 µm ; lat. s. proc. 20 µm ; c. 65 µm ; lat. isthm. 8 µm.

Ceylan ; USA ; Ouganda ; Australie ; Argentine (Corrientes, étang Salada, 15.VIII.1978, A).

St. cyclacanthum W. & West var. **armigerum** Scott & Prescott, 1961, *Hydrobiologia*, **17** (1/2) : 89, t. 57, f. 1-3. (Pl. VII, 4.)

Cette variété semble être fortement polymorphe. Scott et Prescott (1961) illustrent plusieurs exemplaires en créant la variété, tandis que Couté et Rousselin (1975) indiquent trois formes différentes. Nos exemplaires ressemblent, par l'ornementation de l'apex, à la forme n° 2 de Couté et Rousselin (1975 : t. 16, f. 4), tandis que la base des hémisomates en vue frontale se rapproche de la variété-type.

Long. cell. s. proc. 33 µm ; c. 37 µm ; lat. s. proc. 27 µm ; c. 60 µm ; lat. isthm. 11 µm.

Java ; Mali ; Argentine (Corrientes, étang Salada, 15.VIII.1978, F).

St. disputatum W. & West var. **sinense** (Lütkem.) W. & West, 1912, Br. Desm., p. 176, t. 126, f. 19. (Pl. VIII, 2.)

Bas. et iconotypus : *St. sinense* Lütkem., 1900, *Annln naturh. Hofmuseum*, **15** : 124, t. 6, f. 39, 40.

Cette variété quadriradiée présente des séries de petits pores caractéristiques par leur nombre et leur position tout autour de ses bras courts et forts. En vue frontale, les bras sont presque parallèles.

Long. cell. 16-20 µm ; lat. s. proc. 11 µm ; c. 19-23 µm ; lat. isthm. 7-8 µm.

Distribution vaste : Chine ; Afrique ; Europe ; USA (?). Probablement cosmopolite ; Argentine (Corrientes, étang Iberá Sur, 12.II.1978, R).

St. distentum Wolle var. **tropica** nov. var. (Pl. XVI, 5.) [= *St. distentum* fa. Scott & Prescott, 1961, *Hydrobiologia*, **17** (1/2) : 90, t. 59. f. 11.]

Les bras de cette nouvelle variété pentaradiée sont lisses, presque coniques et parallèles par rapport à ceux de l'autre hémisomate. En vue apicale, ils présentent des bases fortement renflées, pourvues de deux prolongements latéraux bifurqués. Les extrémités finissent par quatre brèves épines. Aussi bien en vue apicale qu'en vue frontale, la paroi cellulaire est dépourvue d'ornementations.

La nouvelle variété se distingue de l'espèce du fait que les prolongements de la base des bras sont bifurqués et non entiers. Ce caractère a déjà été signalé par Scott et Prescott (1961), qui appelèrent ces exemplaires *St. distentum* fa.

Indonésie ; Argentine.

A typo in base processuum verrucis bifidis differt. Long. cell. s. proc. 30 µm ; c. 30 µm ; lat. s. proc. 20 µm ; c. 45 µm ; lat. isthm. 12 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. XVI, 5. In Iberá Sur *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 12.II.1978, R.

St. elaticeps Scott & Grönbl. fa. **simplex** nov. fa. (Pl. VI, 2.)

La nouvelle forme se distingue de la variété par ses bras de dimensions inférieures et les épines de l'apex entières et non divisées. En vue frontale, proche de l'isthme et dans le même plan que les bras, les hémisomates présentent une petite verrue. Les bras sont parallèles.

A typo processuum minoribus dimensionibus et apicis integris spinis differt. Long. cell. 36 µm ; lat. s. proc. 18 µm ; c. 73 µm ; lat. isthm. 8,5 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. VI, 2. In Iberá *palude, regionis* Corrientes, Argentine, 12.II.1978, F.

St. elegantissimum Johns. var. **brasiliensis** Först., 1969, *Amazoniana*, **2** (1/2) : 81, t. 46, f. 1-3. (Pl. XVI, 7.)

Nos exemplaires diffèrent de la variété-type par l'ornementation moins prononcée de l'apex et par le manque d'ornementation à la base des hémisomates. Ce caractère est fort variable, ainsi que le signala Förster (1964).

Long. cell. 40 µm ; lat. s. proc. 30 µm ; c. 66 µm ; lat. isthm. 14 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, R).

St. elegantissimum Johns. var. **brasiliensis** fa. **triradiatum** Först., 1969, *Amazoniana*, **2** (1/2) : 81, t. 46, f. 4-7. (Pl. IX, 6.)

Cette forme triradiée à ornementations apicale et frontale bien marquées, est très proche des exemplaires signalés par Förster (1969).

Long. cell. s. proc. 40 µm ; c. 43 µm ; lat. s. proc. 32 µm ; c. 80 µm ; lat. isthm. 13 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, R).

St. excavatum W. & West var. **planctonicum** Krieg., 1932, *Arch. Hydrob.*, supp., **11** : 198, t. XV, f. 17. (Pl. III, 6.)

Cette variété possède des bras longs et fins, disposés dans un plan différent dans chaque hémisomate.

Long. cell. s. proc. 13 µm ; c. 32-42 µm ; lat. s. proc. 8-9 µm ; c. 52-62 µm ; lat. isthm. 5 µm.

Commun dans les eaux chaudes. Probablement cosmopolite : Argentine (Corrientes, étang Iberá, 6.X.1977, F).

St. floriferum W. & West var. **variabile** Rich, 1935, *Trans. R. Soc. S. Afr.*, **23** (2) : 145, f. 17 : E-G. (Pl. VIII, 3.)

Nos exemplaires ressemblent, par leur morphologie, à la variété *variabile*, alors que, par leurs dimensions, ils se rapprochent de l'espèce. La base des hémisomates se présente nettement renflée et les verrues apicales sont bifides.

Long. cell. s. proc. 35 µm ; c. 35 µm ; lat. s. proc. 20 µm ; c. 68 µm ; lat. isthm. 10 µm.

Afrique du Sud ; Argentine (Corrientes, étang El Carrafeño, 14.VII.1978, F).

St. forficulatum Lund. var. **minus** (Fritsch & Rich) Grönbl. & Scott, 1958, *in* Grönbl. *et al.*, *Acta bot. fenn.*, **58** : 40, t. 22, f. 319-320, photo 391. (Pl. XII, 3.)

Bas. et iconotypus : *St. furcatum* Ehrenb. f. *minor* Fritsch & Rich, 1937, *Trans. R. Soc. S. Afr.*, **25** (2) : 205, f. 24 : D-E.

Dans nos matériels les épines apicales sont plus développées que dans la variété type.

Long. cell. 26 µm ; lat. 37 µm ; lat. isthm. 8 µm.

Afrique du Sud ; Mali ; Argentine (Corrientes, étang Las 3 Hermanas, 23.I.1978, F).

St. furcatum (Ehrenb.) Bréb. var. **aculeatum** Schmidle, 1895, *Hedwigia*, **34** : 81, t. 1, f. 19 a, b. (Pl. I, 9.)

Nous avons trouvé de nombreux exemplaires de cette variété, montrant un polymorphisme accentué. Bien que les dimensions des exemplaires soient constantes, l'ornementation des hémisomates présente des variations tant dans la vue frontale que dans la vue apicale et les bras latéraux. Les bras latéraux peuvent être entiers ou bifides et nous avons rencontré les deux alternatives dans un même individu. En vue frontale les hémisomates peuvent être complètement lisses, présenter de petites protubérances, ou bien être pourvus de petites épines bien développées ; en vue apicale ils sont lisses ou ils possèdent un nombre différent d'épines. En règle générale il y a, dans chaque angle, deux épines toujours entières, jamais bifides. Les hémisomates d'une même cellule peuvent présenter des morphologies différentes. La membrane est toujours finement ponctuée.

Long. cell. s. proc. 16 µm ; c. 19-20 µm ; lat. s. proc. 13-14 µm ; c. 20-27 µm ; lat. isthm. 4 µm.

Europe ; Terre Neuve ; Argentine (Corrientes, étang Iberá, 6.X.1977, F).

St. gemelliparum Nordst. var. **fabrisii** nov. var. (Pl. XIII, 4.)

Cette variété se rapproche de *St. gemelliparum* var. *rinoii* Bourrelly. Elle se caractérise par des cellules presque circulaires en vue apicale et par une double rangée de bras. Dans chaque hémisomate la rangée inférieure est composée de six bras, alors que la rangée supérieure n'en a que trois. Les bras de la rangée inférieure se terminent par cinq épines. La paroi cellulaire est lisse.

Semicellula ab apice visa cum quasi circulare ambitu ; inferior corona processuum cum sex processibus superiorque cum tribus. Long. cell. s. proc. 23 µm ; c. 30 µm ; lat. s. proc. 18 µm ; c. 23 µm ; long. proc. 4 µm ; lat. isthm. 8 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. XIII, 4. In Fernández *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 14.II.1977, F.

St. gracile Ralfs, 1845, *Ann. Mag. nat. Hist.*, **15** : 155, t. 11, f. 3, var. **gracile**. (Pl. X, 6.)

Nos échantillons présentent, comme ornementation apicale, deux paires de petites dents entre chaque bras. Ils présentent également une rangée de dents subapicales. En vue frontale les hémisomates n'ont pas d'ornementation. Les bras finissent en 4 petites épines.

Long. cell. s. proc. 15 µm ; c. 20-25 µm ; lat. s. proc. 12 µm ; c. 42 µm ; lat. isthm. 6,5 µm.

Cosmopolite ; Argentine (Corrientes, étang Trim, 16.II.1978, F).

St. gracile Ralfs var. **coronulatum** Boldt, 1885, *Oef. K. Vetensk. Akad. Förhandl.*, **42** (20) : 116, t. 5, f. 28. (Pl. XI, 2.)

En vue apicale nos exemplaires présentent 6 paires de dents bifides disposées en cercle. En vue frontale les hémisomates sont lisses.

Long. cell. s. proc. 23 µm ; c. 23-25 µm ; lat. s. proc. 11 µm ; c. 35-38 µm ; lat. isthm. 6-8 µm.

Probablement cosmopolite ; Argentine (Corrientes, étang Iberá Sur, 12.II.1978, F).

St. grallatorium Nordst. var. **brasiliensis** (Grönbl.) Förster, 1969, *Amazoniana*, **2** (1/2) : 83, t. 39, f. 3. (Pl. III, 5.)

Bas. et iconotypus : *St. saltans* var. *brasiliense* Grönbl., 1945, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (6) : 30, t. 12, f. 260.

Les bras de cette variété, forts et ondulés, se bifurquent dans leurs extrémités et finissent en deux prolongements courbes, le supérieur sensiblement plus grand que l'inférieur. En vue apicale, il y a une ornementation marquée où alternent des dents entières et des dents divisées. Il y a lieu de signaler que l'alternance de ces dents répond, entre un hémisomate et l'autre, à une image spéculaire. En vue frontale les hémisomates sont lisses.

Long. cell. s. proc. 40 µm ; c. 38-40 µm ; lat. s. proc. 24 µm ; c. 85 µm ; lat. isthm. 12 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Medina, 15.II.1978, F).

St. guarrerae nov. sp. (Pl. VI, 3.)

Cette nouvelle espèce se caractérise par ses hémisomates presque rectangulaires, avec un sinus en angle aigu. La base des hémisomates présente en vue frontale 2 paires de dents insérées chacune dans un petit lobule. On trouve également des dents sous l'aisselle de chaque bras. En vue apicale on distingue 4 paires de petites dents disposées en cercle. Celles-ci sont insérées, à l'extérieur, sur des lobules qui, au nombre de 4, reçoivent, selon les exemplaires 1-2 dents. Les bras, droits et fortement divergents, présentent à la base de leur côté supérieur 2 épines fortes et aiguës. L'extrémité libre des bras est bifide.

Par la morphologie des apex, cette nouvelle espèce serait proche de *St. octoverrucosum* Scott & Grönbl. mais elle s'en distingue nettement par la forme et l'ornementation des hémisomates et des bras.

Semicellulae quasi rectangulares a latere visae, cum spinis in basali parte. Apex cum quattuor paribus spinarum et quattuor tumoribus cum parvis spinis ornatis. Long. cell. s. proc. 23 µm ; c. 50 µm ; lat. s. proc. 17 µm ; c. 80 µm ; crass. 12 µm ; lat. isthm. 8 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. VI, 3. In Iberá Sur *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 12.II.1978, F.

St. hexacerum (Ehrenb.) Witt. var. **ornatum** Borge fa. **minor** nov. fa. (Pl. VII, 7.)

Nos exemplaires, qui ont tous 4 bras légèrement hélicoïdaux, présentent la même morphologie que ceux signalés par Borge (1894) mais s'en distinguent par leurs dimensions sensiblement inférieures. En vue apicale on observe une rangée de petites dents entières ou légèrement divisées, disposées de façon presque parallèle aux marges du corps cellulaire. Chaque bras est entouré par 3-4 séries de petites dents. En vue frontale, la base des hémisomates est ornée d'une série de petites verrues.

A typo minoribus dimensionibus differt. Long. cell. s. proc. 26 µm ; c. 20 µm ; lat. s. proc. 14 µm ; c. 32 µm ; lat. isthm. 7,5 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. VII, 7. In Iberá Sur *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 12.II.1978, F.

St. inaequale Nordst. var. **triceps** Grönbl., 1945, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (6) : 26, t. 10, f. 212.

Long. cell. c. proc. 62 µm ; lat. c. proc. 46 µm ; lat. isthm. 10 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Iberá, 12.II.1978, R).

St. javanicum (Nordst.) Turn. var. **subanchoroides** Couté & Rouss., 1975, *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, nº 277, Bot. 21 : 123, t. 17, f. 4. (Pl. XI, 4.)

Corps cellulaire grand, trapézoïdal à presque cylindrique en vue frontale. Entre l'isthme et la naissance des bras on peut trouver une constriction peu marquée. La paroi cellulaire est lisse et épaisse. Elle présente trois bras courbes convergents. Les bras se terminent par trois processus en forme de crochet, dont l'un est toujours plus grand que les deux autres. En vue apicale on observe six protubérances en rosette, disposées en hexagone et laissant le centre de l'apex lisse, et trois rangées d'ornementations dans chaque bras, plus petites à mesure qu'elles atteignent l'apex.

Long. cell. s. proc. 77-80 µm ; c. 30-33 µm ; lat. s. proc. 28-30 µm ; c. 160-166 µm ; long. proc. 65-70 µm ; lat. isthm. 16-18 µm.

Mali ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. javanicum (Nordst.) Turn. var. **subanchoroides** Couté & Rouss. fa. **multiornata** nov. fa. (Pl. IX, 1.)

Cette nouvelle forme se distingue de l'espèce par la présence d'une ornementation plus riche dans l'apex. Couté et Rousselin (1975) signalent, pour la variété, 2 paires de

verrues dichotomiques entre chaque bras, alors que nos exemplaires présentent entre chaque bras 6 verrues multifides.

A typo apicis majore ornatu differt. Long. cell. s. proc. 80 µm ; c. 28 µm ; lat. s. proc. 28 µm ; c. 150 µm ; lat. isthm. 16 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. IX, 1. In Las 3 Hermanas *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 23.I.1978, F.

St. laeve Ralfs, 1848, Brit. Desm., p. 131, t. 23, f. 10, var. **laeve**. (Pl. IX, 5.)

Nos exemplaires sont d'une taille légèrement inférieure à ceux présentés par d'autres auteurs. Dans certains d'entre eux nous avons remarqué que les bras ne présentaient pas toujours un même degré de développement.

Long. cell. s. proc. 12,5 µm ; c. 16 µm ; lat. s. proc. 8,5 µm ; c. 13 µm ; lat. isthm. 5 µm.

Cosmopolite ; Argentine (Corrientes, étang Iberá, 6.X.1977, R).

St. lepidum Borge var. **latecurvatum** Grönbl., 1945, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (6) : 26, t. 10, f. 217. (Pl. V, 2.)

Nous avons observé certaines variations morphologiques en étudiant différents exemplaires de cette variété, à savoir : *a*) en vue apicale on observe normalement 4 petites épines plus ou moins développées qui peuvent parfois être absentes ; *b*) les extrémités des bras, généralement bifurquées en deux fortes épines, peuvent présenter une troisième épine de dimensions variables. Nous avons rencontré aussi bien des exemplaires ayant à tous leurs bras soit 2, soit 3 épines que d'autres présentant dans le même hémisomate certains bras à 2 épines et d'autres à 3 ; *c*) en vue frontale, la base des hémisomates peut être lisse ou présenter au niveau des bras une légère verrue.

Les exemplaires décrits par Grönblad (1945) ont leurs bras dirigés vers le haut, tandis que les nôtres, ainsi que ceux signalés par Thomasson (1957) ne sont que peu divergents. Nos exemplaires, à l'exception de quelques détails de l'ornementation apicale, ressemblent beaucoup à ceux rencontrés par Thomasson (*loc. cit.*). Cette variété serait voisine de *St. quadrinotatum* Grönbl.

Long. cell. s. proc. 25 µm ; c. 45-50 µm ; lat. s. proc. 16 µm ; c. 90-100 µm ; lat. isthm. 10 µm.

Afrique ; Brésil ; Argentine (Corrientes, Iberá Sur, 12.II.1978, F).

St. leptacanthum Nordst. var. **borgei** Först., 1969, *Amazoniana*, **2** (1/2) : 86, t. 50, f. 4-6. (Pl. XV, 2.)

Les hémisomates presque sphériques de cette variété portent une double couronne de bras : la supérieure à 6, l'inférieure à 9. Les bras, lisses, finissent en deux épines bien marquées. Les parois cellulaires ne présentent aucune ornementation.

Long. cell. s. proc. 42 µm ; c. 95 µm ; lat. s. proc. 35 µm ; c. 90 µm ; lat. isthm. 17 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Medina, 15.II.1978, F ; étang Fernández, 14.II. 1977, F).

St. leptocladum Nordst. var. **agilis** nov. var. (Pl. IV, 5.)

En vue frontale les hémisomates sont lisses, ils ne montrent pas les granules typiques de l'espèce. Entre l'isthme et la naissance des bras les marges cellulaires sont ondulées, avec un renflement plus grand près de l'isthme. En vue apicale il y a deux rangées de six dents chacune. Les bras, longs et presque parallèles, se recourbent aux deux extrémités de façon divergente, et finissent par deux épines. Dans son aspect général, la forme de nos exemplaires se rapproche de *St. leptocladus* var. *nudum* Prescott.

A typo dissimile ornatu et ab apice visa duobus ordinibus quibusque cum sex verrucis differt. Long. cell. s. proc. 30 µm ; c. 32 µm ; lat. s. proc. 19 µm ; c. 79 µm ; long. proc. 30 µm ; lat. isthm. 5 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. IV, 5. In Totoras *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 7.XI.1977, F.

St. leptocladum Nordst. var. **cornutum** Wille, 1884, *Bih. K. svenska VetenskAkad. Handl.*, **8** (18) : 19, t. 1, f. 39. (Pl. IV, 2.)

Cette variété, fortement polymorphe, se caractérise par ses apex pourvus de deux cornes disposées de façon divergente. L'ornementation de la base des hémisomates est variable.

Long. cell. s. proc. 36-40 µm ; c. 42-46 µm ; lat. s. proc. 15-18 µm ; c. 105-115 µm ; lat. isthm. 7-8 µm.

Largement distribuée. En Argentine (Corrientes, fleuve Paraguay, 3.III.1978, F ; étang Medina, 15.II.1978, A ; étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. leptocladum Nordst. var. **subinsigne** Scott & Grönbl., 1957, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (8) : 40, t. 12, f. 8-9. (Pl. IV, 3 et 4.)

Dans cette variété les hémisomates sont sensiblement tronconiques, leur base gonflée étant pourvue d'un anneau de petites verrues. Dans la moitié supérieure de la vue frontale, les hémisomates présentent une verrue entière ou divisée. Les apex ont deux séries de verrues allongées, parfois divisées, disposées parallèlement. Dans nos échantillons nous avons identifié deux populations différentes, l'une appartenant à l'étang Salada, l'autre à l'étang El Macá. Les individus du premier étang présentent une morphologie identique à celle de la variété (pl. IV, 3) tandis que ceux du 2e étang (pl. IV, 4), très ressemblants, diffèrent de ceux de l'étang Salada.

Long. cell. s. proc. 43-45 µm ; c. 30-35 µm ; lat. s. proc. 23-26 µm ; c. 90-100 µm ; lat. isthm. 8 µm.

USA ; Argentine (Corrientes, étang Salada, 15.VII.1978, F ; étang El Macá, 30.IV.1978, F).

St. lezae Thomass. var. **argentinensis** nov. var. (Pl. V, 1.)

Cette variété se distingue de l'espèce par la présence de 3 à 6 ondulations sur la partie externe de la base des bras. Ces ondulations sont proéminentes et aiguës ; leur importance décroît de la base des bras à leur extrémité. L'apex est orné de 2 paires de verrues bifur-

quées. La base des hémisomates peut être en forme de cloche ou anguleuse. THOMASSON (1960) présente deux illustrations avec la diagnose originale de l'espèce. Nos exemplaires sont proches de la figure 11 : 21.

A typo exteriore parte basis processuum cum 3-6 undulationibus differt. Long. cell. s. proc. 25-28 µm ; c. 70-75 µm ; lat. s. proc. 20 µm ; c. 85-115 µm ; lat. isthm. 9,5-10 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. V, 1. In Fernández *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 14.II.1977, F.

St. limneticum Schmid. var. **nygaardii** Krieg., 1932, *Arch. Hydrob.*, supp. **11** : 202, t. 16, f. 10. (Pl. XIII, 3.)

Les bras de nos exemplaires, hexaradiés, présentent 3 ondulations et se terminent par 3 fortes épines. En vue apicale, à la base de chaque bras, il y a une petite verrue bifide. En vue frontale, les cellules sont très aplaties et les bras quelque peu divergents.

Long. cell. s. proc. 22 µm ; c. 35 µm ; lat. s. proc. 18 µm ; c. 80 µm ; lat. isthm. 14 µm.

Sumatra ; Argentine (Corrientes, étang Luna, 11.II.1977, F).

St. longibrachiatum (Borge) Gutw. var. **coronatum** (Scott & Grönbl.) nov. comb. (Pl. V, 4.)

BAS. ET ICONOTYPUS : *St. leptocladum* var. *coronatum* Scott & Grönbl., 1957, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (8) : 40, t. 22, fig. 7.

Nous justifions notre nouvelle combinaison en nous basant sur le fait que la morphologie cellulaire de cette variété est plus proche de l'espèce *St. longibrachiatum* que de *St. leptocladum*. D'autre part, il y a lieu de signaler la grande similitude morphologique entre les cellules de *St. longibrachiatum* var. *coronatum* et de *St. longibrachiatum* var. *kriegeri*. Dans les deux variétés les bras sont droits et parallèles et se terminent par 3 épines. Leur ornementation apicale est très semblable. Dans les deux cas, la vue frontale montre dans la partie inférieure des hémisomates deux ondulations, celle d'en bas portant une rangée de verrues, la supérieure une seule verrue au niveau de l'aisselle des bras. Le manque d'ornementation dans la région centrale des hémisomates est un caractère qui sépare nettement cette variété de la variété *kriegeri*.

Long. cell. s. proc. 36 µm ; c. 36 µm ; lat. s. proc. 15 µm ; c. 73 µm ; lat. isthm. 6,5 µm.

Connue seulement pour les USA et l'Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, R ; étang Medina, 15.II.1978, F).

St. longibrachiatum (Borge) Gutw. var. **kriegeri** Grönbl., 1945, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (6) : 27, t. 11, f. 226. (Pl. III, 4.)

Nos exemplaires présentent, à l'aisselle de chaque bras, une verrue bien marquée, bifide. Les ornementations apicales sont sensiblement proéminentes.

Long. cell. s. proc. 38 µm ; c. 38 µm ; lat. s. proc. 25 µm ; c. 70 µm ; lat. isthm. 8,5 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. manfeldtii Delp., 1877, Spec. Desm. subalp., p. 160, t. 13, f. 6-19, var. **manfeldtii**. (Pl. IX, 4.)

Long. cell. s. proc. 50 µm ; c. 38 µm ; lat. s. proc. 34 µm ; c. 95 µm ; lat. isthm. 14 µm.

Probablement cosmopolite ; Argentine (Corrientes ; étang Salada, 15.VII.1978, F).

St. margaritaceum (Ehrenb.) Menegh. var. **gracilius** Scott & Grönbl., 1957, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (8) : 42, t. 21, f. 19. (Pl. VIII, 4.)

Cette variété quadriradiée a les bras courts, franchement étendus vers l'extérieur du corps cellulaire. En vue frontale les cellules sont renflées, avec un large isthme. La base des hémisomates peut être dépourvue d'ornementation ou bien présenter une ou deux rangées de petites verrues.

Long. cell. s. proc. 18 µm ; c. 24 µm ; lat. s. proc. 11 µm ; c. 25 µm ; lat. isthm. 7.5 µm.

USA ; Afrique ; Argentine (Corrientes, Iberá Sur, 12.II.1978, R).

St. minnesotense Wolle var. **spinosissimum** Grönbl., 1945, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (6) : 28, t. 11, f. 235.

Long. cell. s. acul. 100 µm ; lat. s. acul. 95 µm ; lat. isthm. 27 µm ; long. acul. 35-40 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Las 3 Hermanas, 23.I.1978, R).

St. mutabile Turner, 1892, *Kongl. Sv. VetenskAkad. Handl.*, **25** (5) : 129, t. 16, f. 42, var. **mutabile**. (Pl. XVI, 9.)

Cette variété présente les six bras d'un hémisomate alternant avec ceux de l'autre hémisomate. En vue apicale il y a une ornementation de petites verrues disposées de façon circulaire, tandis qu'en vue frontale les hémisomates sont lisses.

Long. cell. s. proc. 23 µm ; c. 20 µm ; lat. s. proc. 15 µm ; c. 33 µm ; lat. isthm. 7,5 µm.

Connue pour l'Inde et l'Argentine (Corrientes, étang Medina, 15.II.1978, R). Couté et Rousselin (1975) ont signalé une variété pour l'Afrique.

St. muticum Bréb., 1840, *in* Menegh., *Linnaea*, **14** : 228, var. **muticum**. (Pl. I, 5.)

Les cellules renflées et dépourvues de bras ne présentent aucune ornementation pariétale.

Long. cell. 38 µm ; lat. 38 µm ; lat. isthm. 9 µm.

Cosmopolite. Argentine (Corrientes, Iberá Sur, 12.II.1978, R).

St. muticum Bréb. fa. **minor** Rabenh., 1868, Flora europ. alg., p. 200.

Les dimensions de nos exemplaires sont légèrement inférieures à celles signalées pour cette forme.

Long. cell. 12 µm ; lat. 10 µm ; lat. isthm. 4 µm.

Cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Iberá, 12.II.1978, R).

St. novae-caesareae Wolle var. **brasiliense** (Grönbl.) Först., 1969. *Amazoniana*, **2** (1/2) : 89, t. 34, f. 5-9.

Bas. et iconotypus : *St. pulcherrimum* Cush. var. *brasiliense* Grönbl., 1945. *Acta Soc. Sci. fenn.* n.s.B., **2** (6) : 29, t. 12, f. 251-252.

Les hémisomates, quadrangulaires en vue apicale, sont densément ornées par des verrues divisées. A l'apex ils présentent quatre fortes épines, tandis qu'à la base se trouve une rangée d'épines plus petites.

Long. cell. s. acul. 60 µm ; c. 85 µm ; lat. s. acul. 48 µm ; c. 57 µm ; lat. isthm. 23 µm ; long. acul. 28-30 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, R).

St. nudibrachiatum Borge, 1903, *Ark. Bot.*, **1** (4) : 109, t. 4, f. 20.

Les cellules composées d'hémisomates hémisphériques sont de grandes dimensions et présentent dans chaque apex sept bras lisses. La base et les extrémités de ceux-ci sont plus minces que la partie centrale et ne présentent pas d'ondulations. Le corps cellulaire est lisse, sans ornementation.

Long. cell. s. proc. 56 µm ; c. 90 µm ; lat. s. proc. 43 µm ; c. 125-130 µm ; lat. isthm. 35 µm.

Probablement cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang El Macá, 30.IV.1978, F).

St. octoverrucosum Scott & Grönbl. var. **cabrerae** nov. var. (Pl. III, 7.)

Notre variété se distingue de l'espèce par la forme de la base des hémisomates et par l'absence d'épines dans cette zone, ainsi que par la forme et la disposition de l'ornementation apicale. Les bras, légèrement recourbés et convergents, finissent en 4 fortes épines.

A typo ambitu basis semicellulae, tota privatione spinarum in hac regione et apicis ornatu differt. Long. cell. s. proc. 30 µm ; c. 60 µm ; lat. s. proc. 20 µm ; c. 110-120 µm ; lat. isthm. 7 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. III, 7. In 4 Bocas *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 30.IV.1978, F.

St. octoverrucosum Scott & Grönbl. var. **dawsonii** nov. var. (Pl. VI, 5.)

Cette variété se distingue de l'espèce par la base des hémisomates, qui est triangulaire en coupe optique longitudinale au lieu d'être campanulée. La disposition des épines proches

de l'isthme et des épines apicales présente également des variations par rapport a *St. octoverrucosum.*

A typo triangulari base semicellulae differt. Long. cell. s. proc. 23 µm ; c. 50 µm ; lat. s. proc. 17 µm ; c. 80 µm ; crass. 12 µm ; lat. isthm. 8 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. VI, 5. In Iberá Sur *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 12.II.1978, F.

St. orbiculare Ralfs, 1848, Br. Desm., p. 125, t. 21, f. 5, var. **orbiculare**. (Pl. I, 2.)

Long. cell. 35 µm ; lat. 35 µm ; lat. isthm. 8 µm.

Probablement cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Iberá, 6.X.1977, F ; étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. orbiculare Ralfs var. **denticulatum** Nordst, 1870, *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, p. 224, t. 4, fig. 42. (Pl. I, 5.)

Cette variété, caractérisée par la présence de deux dents dans l'angle basal de chaque hémisomate, fut considérée par Teiling (1967), comme *Staurodesmus dickiei* var. *denticulatus* (Nordst.) Teil. Étant donnée la similitude morphologique avec différentes espèces et variétés du genre *Staurastrum*, telles que *St. orbiculare* Ralfs, *St. zahlbruckneri* Lüttk. et quelques-unes de ses variétés, comme *St. zahlbruckneri* var. *africanum* Fritsch & Rich, nous préférons laisser la variété *denticulatum* dans le genre *Staurastrum*, suivant Nordstedt (1870), et non dans le genre *Staurodesmus* Teiling.

Long. cell. 35 µm ; lat. 37 µm ; lat. isthm. 8 µm.

Régions tropicales. Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. orbiculare Ralfs var. **depressum** Roy & Biss., 1886, *J. Bot.*, **24** : 237, t. 268, f. 14. (Pl. I, 6.)

Le sinus de nos exemplaires est légèrement plus échancré que dans le type.

Long. cell. 27 µm ; lat. 27 µm ; lat. isthm. 6 µm.

Cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang El Carrafeño, 14.VII.1978, F ; El Chiflón, 30.IV.1978, F).

St. orbiculare Ralfs var. **protractum** Playf., 1913, *Proc. Linn. Soc., N.S.W.*, **32** : 532, t. 54, f. 25. (Pl. I, 3.)

Dans cette variété le sinus est légèrement plus échancré que dans le type.

Long. cell. 38-40 µm ; lat. 36-38 µm ; lat. isthm. 10 µm.

Australie ; Argentine (Corrientes, étang Iberá, 6.X.1977, R).

St. paradoxum Meyen, 1828, *Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caesar Leop. Carol. Nat. Cur.*, **14** : 777, t. 43, f. 37-38 var. *paradoxum*. (Pl. IX, 7.)

Dans nos matériels la base des hémisomates est dépourvue d'ornementation. Les apex triangulaires présentent, de chaque côté, une série de 3 petites dents bifides.

Long. cell. s. proc. 17 µm ; c. 28-32 µm ; lat. s. proc. 8-10 µm ; c. 34-36 µm ; lat. isthm. 5-6 µm.

Cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Iberá, 12.II.1978, F).

St. perundulatum Grönbl., 1920, *Acta Soc. Fauna Flora fenn.*, **47** (4) : 73, t. 3, f. 68-69. (Pl. II, 9.)

? = *St. irregulare* fa. *tenue* Först., 1963 *b*, *Naturwiss. Mitt. Kempten. Allg.*, **7** (2) : 54, t. 1, f. 31-32 ; 1965, *Ark. Bot.*, **6** (3), ser. 2 : 154, t. 9, f. 6-8.

La différence principale entre *St. perundulatum* et *St. irregulare* fa. *tenue* consiste dans le fait que dans cette dernière forme les hémisomates sont irrégulièrement tordus. L'ornementation semblerait être la même, chaque hémisomate présentant 1-2-3 épines dans la portion moyenne de la vue frontale. La découverte d'exemplaires avec différentes torsion et ornementation dans le centre des hémisomates pourrait indiquer la synonymie entre ces deux taxa.

Long. cell. s. proc. 6-7 µm, c. 20-32 µm ; lat. s. proc. 6-7 µm ; c. 26-36 µm ; long. proc. 15-20 µm ; lat. isthm. 3-4 µm.

Probablement cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Iberà, 12.II.1978, F).

St. pinnatum Turner var. **floridens** Scott & Grönbl., 1957, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (8) : 44, t. 25, f. 13-17, forma. (Pl. XVI, **1**.)

Dans cette variété hexaradiée les bras sont insérés légèrement en dessous des apex et se courbent légèrement vers l'extérieur. Nos exemplaires se distinguent de la variété par leurs apex plus richement ornés et par leurs dimensions supérieures. En vue frontale, la base des hémisomates est pourvue d'une rangée de verrues.

Long. cell. s. proc. 38 µm ; c. 42-45 µm ; lat. s. proc. 18 µm ; c. 50-57 µm ; lat. isthm. 11,5 µm.

Cette variété est connue seulement des USA (Floride) et de l'Argentine (Corrientes, étang Iberá, 6.X.1977, R).

St. pinnatum Turner. var. **neiffi** nov. var. (Pl. XVI, 2.)

Notre nouvelle variété est pentaradiée. En vue apicale les bras présentent dans leur base deux grands prolongements latéraux bifides. La marge externe de ces prolongements est ornée de petites épines. Dans l'apex il y a également cinq courtes épines placées entre les bras. Bras parallèles, présentant deux ondulations et finissant en 5 épines. En vue frontale les hémisomates sont presque tronconiques, leur base étant ornée par de légères verrues. La nouvelle variété se distingue de l'espèce par son ornementation apicale et ses dimensions nettement inférieures.

A typo minoribus dimensionibus et apicali ornatu differt. Long. cell. s. proc. 9 µm; c. 9 µm; lat. s. proc. 10 µm; c. 25 µm; lat. isthm. 5 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. XVI, 2. In Iberá Sur *palude, regionis* Corrientes, Argentine, 12.II.1978, F.

St. pinnatum Turner var. **reductum** Krieg., 1932, *Arch. Hydrob.*, suppl., **11** : 204, t. 16, f. 9. (Pl. XVI, 4.)

Nos exemplaires hexaradiés présentent les bras d'un hémisomate en alternance avec ceux de l'autre. En vue apicale, la base des bras est ornée de deux verrues latérales bifides et quatre petites verrues entre chaque bras. La base des hémisomates est lisse.

Long. cell. s. proc. 30 µm ; c. 26 µm ; lat. s. proc. 25 µm ; c. 44 µm ; lat. isthm. 13 µm.

Signalé seulement pour les eaux chaudes. Sumatra ; Java ; Brésil ; Argentine (Corrientes, étang El Carrafeño, 14.VII.1978, F).

St. pseudoneglectum Scott & Grönbl., 1957, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (8) : 44, t. 27, f. 11-12. (Pl. II, 7.)

Cette espèce a la base de ses hémisomates presque cylindrique et sans ornementations. L'isthme seul est légèrement marqué. Dans l'apex, les hémisomates présentent, de chaque côté, trois rangées de verrues quelque peu divisées.

Bien que la forme de l'apex et des bras soit voisine de celle de *St. bicorne* Haupfl., le contour de la base des hémisomates se rapproche de *St. anchora* W. & West, mais s'en distingue par ses dimensions très inférieures.

Long. cell. s. proc. 23 µm ; c. 20-21 µm ; lat. s. proc. 8 µm ; c. 33-34 µm ; lat. isthm. 5 µm.

USA ; Argentine (Corrientes, étang El Macá, 30.IV.1978, F).

St. pseudosebaldi Wille, 1880, *Christ. Vidensk.-Selsk. Förhandl.*, **11** : 45, t. 2, f. 30, var. **pseudosebaldi**. (Pl. X, 4.)

Nos exemplaires présentent les bras légèrement plus divergents que le type.

Long. cell. s. proc. 32 µm ; c. 38 µm ; lat. s. proc. 17 µm ; c. 62 µm ; lat. isthm. 11 µm.

Probablement cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Luna, 11.II.1977, F).

St. pseudosebaldi Wille var. **latum** (Scott & Prescott) nov. comb. fa. **multiverrucosa** nov. fa. (Pl. VIII, 5.)

Syn. et iconotypus : *St. pseudosebaldi* fa. *latum* Scott & Prescott, 1958, *Rec. Am.-Aust. scient. Exped. Arnhem Ld*, **3** : 63, f. 17 : 1.

Scott et Prescott (1958) ont décrit la forme *St. pseudosebaldi* fa. *latum*. Nous avons trouvé des exemplaires très voisins mais ils en diffèrent par l'ornementation basale des hémisomates, formée par une rangée complète de verrues et par leurs bras parallèles. Sur

la base de ces observations nous avons cru opportun d'élever la forme de Scott et Prescott à la variété et de considérer nos exemplaires comme une nouvelle forme de celle-ci.

A varietate praeisthmialia corona integra verrucarum et parallelis processibus differt. Long. cell. s. proc. 50 µm ; c. 47 µm ; lat. s. proc. 27 µm ; c. 112 µm ; lat. isthm. 16 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. VIII, 5. In Trim *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 16.II.1978, F.

St. pseudosebaldi Wille var. **planctonicum** Teil., 1947, *Svensk. bot. Tidskr.*, **41** (2) : 229, f. 18, 19. (Pl. X, 3 et 5 ; XII, 2.)

Nous avons trouvé différentes formes de cette variété très fréquente dans nos échantillons, et nous en donnons quelques figures. Les variations plus fréquentes ont été observées dans le type d'ornementation de la base des hémisomates.

Long. cell. s. proc. 32-44 µm ; c. 50-54 µm ; lat. s. proc. 16-23 µm ; c. 56-77 µm ; long. proc. 20-35 µm ; lat. isthm. 9-11 µm.

Probablement cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Luna, 11.II.1977, F ; étang Galarza, 19.II.1978, F).

St. pseudosebaldi Wille var. **unguiculatum** Borge, 1925, *Ark. Bot.*, **19** (17) : 41, t. 3, f. 19. (Pl. X, 2.)

Cette variété se caractérise par ses bras courbes et convergents et par son ornementation préisthmale, la base de chaque hémisomate étant pourvue de 3 fortes dents et de verrues.

Long. cell. s. proc. 45 µm ; c. 60 µm ; lat. s. proc. 24 µm ; c. 110 µm ; lat. isthm. 15 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang El Macá, 30.IV.1978, F).

St. pseudotetracerum (Nordst.) West var. **curvatum** Grönbl., 1948, *Bot. Notiser*, **4** : 423, f. 39-41. (Pl. XI, 5.)

Long. cell. s. proc. 8 µm ; c. 25-28 µm ; lat. s. proc. 8 µm ; c. 23-25 µm ; lat. isthm. 5 µm.

Probablement cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Luna, 11.II.1977, F ; étang Iberá, 6.X.1977, F).

St. quadrangulare Bréb., 1848, *in* Ralfs, Br. Desm., p. 128, t. 22, f. 7 ; t. 34, f. 11, var. **quadrangulare**. (Pl. II, 1.)

Dans nos exemplaires nous avons observé un polymorphisme dans les épines placées à la base des hémisomates, qui sont légèrement ou bien profondément bifurquées.

Long. cell. s. acul. 26 µm ; c. 30 µm ; lat. s. acul. 24 µm ; c. 36 µm ; lat. isthm. 14,5 µm.

Cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Iberá Sur, 12.II.1978, R).

St. quadrangulare Bréb. var. **longispina** Börges., 1890, *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, **34** : 954, t. 5, f. 55. (Pl. II, 2.)

Cette variété se distingue de l'espèce par ses apex triangulaires et par la longueur et la disposition de ses épines.

Long. cell. s. acul. 21 µm ; c. 35 µm ; lat. s. acul. 18 µm ; c. 35 µm ; lat. isthm. 8,5 µm ; long. acul. 10 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F ; étang Iberá Sur, 12.II.1978, R).

St. quebecense I.-Marie fa. **biradiata** I.-Marie, 1957, *Hydrobiologia*, **9** (2/3) : 191, t. 2, f. 19. (Pl. IV, 1.)

I.-Marie (*loc. cit.*) créa cette forme à 2 bras pour la distinguer de l'espèce qui est triradiée. La base campanulée des hémisomates est lisse ou peut présenter des granules.

Long. cell. s. proc. 28 µm ; c. 33 µm ; lat. s. proc. 15 µm ; c. 60 µm ; lat. isthm. 8 µm.

Canada ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. richianum (Fritsch & Rich) Thomass., 1957, *Nova Acta R. Soc. Scient. upsal.*, sér. IV, **17** (3) : 14. (Pl. IV, 6.)

Bas. et iconotypus : *St. leptocladum* var. *simplex* Fritsch & Rich, 1937, *Trans. R. Soc. S. Afr.*, **25** (2) : 208, f. 236.

Thomasson (1957) proposa ce nouveau nom du fait que la forme des cellules est très différente de celle de *St. leptocladum* Nordst. En étudiant les différents exemplaires de cette espèce, nous trouvons qu'en vue apicale il y a une variation et une gradation de l'ornementation. Cette variation suit le schéma suivant : *a*) 4 dents entières, petites, peu différenciées ; *b*) 4 dents entières, bien différenciées ; *c*) 3 dents entières et une dent bifide ; *d*) 1 dent entière et les 3 autres bifides ; *e*) 4 dents, toutes bifides.

Long. cell. s. proc. 32-36 µm ; c. 38-42 µm ; lat. s. proc. 18-20 µm ; c. 72-74 µm ; lat. isthm. 9-10 µm.

Afrique ; Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. richianum (Fritsch & Rich) Thomass. fa. **tridentatus** nov. fa. (Pl. V, 3.)

La forme se distingue de l'espèce du fait qu'en vue apicale on observe 4 groupes de 3 dents sur chaque hémisomate. Ce caractère est constant dans tous les exemplaires trouvés et, contrairement à *St. richianum*, on ne trouve pas de variation dans l'ornementation. Les dimensions des cellules sont légèrement supérieures à celles de l'espèce.

A typo in apice quattuor globis trium spinularum differt. Long. cell. s. proc. 36 µm ; c. 40-50 µm ; lat. s. proc. 22-23 µm ; c. 80-90 µm ; long. proc. 35-37 µm ; lat. isthm. 11 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. V, 3. In Fernández *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 14.II.1977, F.

St. rotula Nordst., 1870. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, p. 58, t. 17, f. 218. (Pl. XIV, 3 ; XV, 4.)

Nous avons trouvé un polymorphisme marqué dans nos échantillons, aussi bien dans la forme des hémisomates que dans le nombre de bras et l'ornementation apicale. Nous avons rencontré des exemplaires avec 6-10 et 11 bras.

Long. cell. s. proc. 32-36 µm ; c. 83-95 µm ; lat. s. proc. 18-25 µm ; lat. isthm. 8-10 µm.

Probablement cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Galarza, 19.II.1978, A ; étang Fernández, 14.II.1977, A).

St. sebaldi Reinsch var. **ornatum** Nordst., 1873, *Acta Univ. lund.*, **9** : 34, t. 1, f. 15. (Pl. XII, 1.)

Long. cell. s. proc. 41 µm ; c. 33 µm ; lat. s. proc. 28 µm ; c. 83 µm ; lat. isthm. 19 µm.

Régions chaudes. Argentine (Corrientes, étang Iberá Sur, 12.II.1978, F).

St. setigerum Cleve, 1864, *Ofvers. VetenskAkad. Förh. Stockholm*, **20** : 490, t. 4, f. 4, var. **setigerum**. (Pl. II, 5.)

Long. cell. s. acul. 40 µm ; lat. s. acul. 38 µm ; long. acul. 6-12 µm ; lat. isthm. 14 µm.

Cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang El Carrafeño, 14.VII.1978, R).

St. setigerum Cleve var. **occidentale** W. & West, 1896, *Trans. Linn. Soc. Lond.*, **5** (5) : 260, t. 16, f. 27. (Pl. II, 6.)

Nos exemplaires se distinguent du type par la présence de 2 fortes épines dans chaque angle au lieu de trois. Ce caractère les rapproche de ceux de Thomasson (1955), desquels ils diffèrent par le nombre supérieur de leurs épines apicales. Les dimensions de nos exemplaires sont supérieures à celles signalées par d'autres auteurs.

Long. cell. s. acul. 47 µm ; lat. s. acul. 48 µm ; long. acul. 23 µm ; lat. isthm. 13 µm.

Probablement cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang El Carrafeño, 14.VII.1978, R).

St. sexangulare (Bulnh.) Rabenh. var. **brasiliense** Grönbl., 1945, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (6) : 30, t. 13, f. 270. (Pl. XIV, 4.)

Nos exemplaires ont l'isthme plus étroit que celui du type.

Long. cell. s. proc. 60 µm ; c. 98 µm ; lat. s. proc. 40 µm ; c. 95 µm ; lat. isthm. 20 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang El Macá, 30.IV.1978, F).

St. spiculiferum Borge, 1918, *Ark. Bot.*, **15** (13) : 54, t. 8, f. 9 ; 4-radiata. (Pl. XIII, 2) ; 5-radiata. (Pl. XIII, 1.)

Nous avons rencontré, dans nos échantillons, des formes tetra et pentaradiées. L'ornementation des verrues basales est également variable. Dans les formes pentaradiées les

verrues sont 5 fois divisées, dans les tetraradiées elles sont quatre fois divisées. Par contre, les verrues apicales de tous les exemplaires sont constamment bifides. La forme pentaradiée est sensiblement plus grande.

Fa. 4-radiata : long. cell. s. acul. 30 µm ; c. 57 µm ; lat. s. acul. 23 µm ; c. 36 µm ; long. acul. 18 µm ; lat. isthm. 11 µm.
Fa. 5-radiata : long. cell. s. acul. 50 µm ; c. 87 µm ; lat. s. acul. 34 µm ; c. 65 µm ; long. acul. 34 µm ; lat. isthm. 18 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. spiniceps Krieg. var. **trifidum** Scott & Prescott, 1961, *Hydrobiologia*, **17** (1/2) : 108, t. 58, f. 5. (Pl. VII, 3.)

Scott et Prescott (1961) distinguèrent cette variété par le caractère de son ornementation basale, par le fait d'être triradiée et par ses verrues apicales trifides et non bifides. Bien que nos exemplaires correspondent à la description de Scott et Prescott, nous considérons que les caractères signalés par ces auteurs pour créer la variété sont très variables. *St. spiniceps* var. *trifidum* présente des similitudes avec *St. cyclacanthum* var. *subcyclacanthum* Grönbl.

Long. s. proc. 34 µm ; c. 48 µm ; lat. s. proc. 24 µm ; c. 75 µm ; lat. isthm. 9 µm.

Bornéo ; Java ; Sumatra ; Argentine (Corrientes, étang Salada : 15.VII.1978, F).

St. stelliferum Borge, 1925, *Arkiv. Bot.*, **19** (17) : 42, t. 6, f. 3, 4, var. **stelliferum**. (Pl. XVI, 3.)

Dans notre matériel nous avons trouvé des exemplaires à 3-4 bras. L'ornementation basale des bras est variable ; ils peuvent être lisses ou épineux. Nous n'avons pas rencontré d'exemplaires avec des épines aussi développées que celles signalées par d'autres auteurs (Förster, 1969 : t. 42, f. 7). Les exemplaires triradiés sont, en règle générale, de dimensions inférieures.

Long. cell. s. proc. 24-32 µm ; c. 58-80 µm ; lat. s. proc. 18-25 µm ; c. 60-93 µm ; lat. isthm. 10-13 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 15.II.1977, F ; étang Medina, 15.II. 1978, F).

St. striolatum (Näg.) Arch., 1861, *in* Pritch., Infus., p. 740, var. **striolatum**. (Pl. I, 7.)

Bas. et iconotypus : *Phycastrum* (*Amblyactinium*) *striolatum* Näg., 1849, Gatt. einzell. Algen, p. 126, t. I A, f. 3.

Les parois cellulaires sont finement granuleuses, avec des granules disposés en séries autour des angles.

Long. cell. s. proc. 24 µm ; c. 24 µm ; lat. s. proc. 25 µm ; lat. isthm. 7 µm.

Cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Las 3 Hermanas, 23.I.1978, F).

St. subanchora Grönbl., 1945, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (6) : 31, t. 13, f. 278, 279. (Pl. VIII, 1.)

Long. cell. s. proc. 65 µm ; c. 47 µm ; lat. s. proc. 32 µm ; c. 107 µm ; lat. isthm. 17 µm.

Brésil ; Bangweulu ; Argentine (Corrientes, étang Trim, 16.II.1978, F).

St. subavicula W. & West, 1894, *Jl. R. microsc. Soc.*, p. 12, var. **subavicula**. (Pl. VIII, 6.)

Nos exemplaires présentent, en vue apicale, les côtés plus concaves et les bras plus minces que le type.

Long. cell. s. proc. 25 µm ; c. 30 µm ; lat. s. proc. 18 µm ; c. 40 µm ; lat. isthm. 8 µm.

Probablement cosmopolite mais, en règle générale, peu fréquente. Argentine (Corrientes, étang El Carrafeño, 14.VII.1978, R).

St. subcyclacanthum Jao var. **subcyclacanthum** fa. **bidentatum** nov. fa. (Pl. VII, 2.)

Jao (1949 : 71) décrivit l'espèce *St. subcyclacanthum* pour la Chine et la distingua de *St. cyclacanthum* W. et West par ses apex plus élevés. Jao signala des dents trifides pour l'espèce et quadrifides pour sa nouvelle forme *St. subcyclacanthum* fa. *quadridentatum.* Nos exemplaires présentent dans l'apex cinq groupes de dents bifides et un sixième ayant tendance à la « trifidation ». Cela indiquerait un possible polymorphisme pour ce caractère. En outre, notre forme se distingue de l'espèce par la présence d'une seule épine axillaire à la base des hémisomates, au lieu de 4, comme le signala Jao, et par ses dimensions moindres.

A typo ornatu et minoribus dimensionibus differt. Long. cell. s. proc. 20 µm ; c. 20 µm ; lat. s. proc. 16 µm ; c. 38-45 µm ; lat. isthm. 8 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. VII, 2. In Iberá Sur *palude, regionis* Corrientes, Argentina, 12.II.1978, F.

St. subnudibrachiatum W. & West, 1905, *Trans. R. Soc. Edinb.*, **41** (3) : 502, t. 7, f. 18, 19.

Cette espèce ressemble beaucoup à *St. brachiatum* Ralfs. Elle en diffère par la forme des hémisomates et par son isthme sensiblement plus large. Elle a été signalée moins fréquemment que *St. brachiatum.*

Long. cell. s. proc. 28 µm ; c. 40-42 µm ; lat. s. proc. 23-25 µm ; c. 71-73 µm ; lat. isthm. 16 µm.

Probablement cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Trim, 16.II.1978, R).

St. tectum Borge var. **ayayense** Grönbl. fa. **nana** nov. fa. (Pl. V, 5.)

Nos exemplaires se distinguent de la variété par leurs dimensions très inférieures. L'ornementation frontale des hémisomates présente également quelques différences mineures.

A typo minoribus dimensionibus differt. Long. cell. s. proc. 14 µm ; c. 33-34 µm ; lat. s. proc. 9 µm ; c. 40-43 µm ; lat. isthm. 3,5-4 µm. Iconotypus : figura nostra, Tab. V, 5. In Iberá Sur *palude, regionis* Corrientes, Argentine, 12.II.1978, F.

St. teliferum Ralfs var. **groenbladii** (Grönbl.) Först., 1964, *Hydrobiologia*, **23** (3/4) : 429, t. 28, f. 7. (Pl. II, 4.)

Bas. et iconotypus : *St. teliferum* var. *lagoense* Wille *sec.* Grönbl., 1945, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (6) : 31, t. 14, f. 292.

Thomasson (1979, t. 17, fig. 10) présenta la photographie de *St. teliferum* var. *groenbladii* Thomass. en vue frontale. Il ne l'accompagne pas d'illustrations de la vue apicale ni de descriptions. Par sa morphologie frontale très particulière, nous croyons qu'il s'agit vraiment de ce taxon. Il y a lieu de signaler que son auteur est Förster (1964) et non Thomasson, comme l'indiqua celui-ci. L'illustration de l'iconotype de Grönblad indique une couronne apicale supérieure de 10 épines, entourée par une deuxième de 13 épines. De son côté, Förster fait uniquement un schéma de la silhouette de l'apex, sans déterminer le nombre d'épines. En vue apicale, nos exemplaires présentent une série supérieure de 6 épines, entourées par une seconde série de 11 épines à un niveau plus bas, et une série inférieure de 12 épines axée vers le sinus.

Long. cell. s. acul. 30 µm ; c. 45 µm ; lat. s. acul. 20 µm ; c. 30 µm ; lat. isthm. 9 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. teliferum Ralfs var. **pecten** (Perty) Grönbl., 1945, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (6) : 31, t. 14, f. 294-295. (Pl. I, 11.)

Bas. et iconotypus : *St. pecten* Wolle, 1884, Desm. United St., 141, t. 45, f. 35-36.

Long. cell. 21 µm ; lat. 18,5 µm ; lat. isthm. 5-6 µm.

USA ; Brésil ; Argentine (Corrientes, étang El Macá, 30.IV.1978, R.)

St. tentaculiferum Borge, 1899, *Bih. K. svenska VetenskAkad. Handl.*, 24, Afd. **3** (12) : 31, t. 2, f. 48. (Pl. II, 3.)

Cette espèce fut signalée seulement en trois occasions, toujours pour l'Amérique du Sud. Les hémisomates sont ornés par une série d'épines préisthmales, une couronne subapicale et 3 fortes et longues épines apicales très caractéristiques.

Long. cell. s. acul. 27 µm ; c. 67 µm ; lat. s. acul. 17 µm ; c. 28-30 µm ; long. acul. longiar 23 µm ; acul. curt. 6-8,5 µm ; lat. isthm. 6,5 µm.

Guyane ; Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. tohopekaligense Wolle, 1885, *Bull. Torrey bot. Club.*, **12** : 128, t. 51, f. 4, 5, var. **tohopekaligense**. (Pl. XV, 3.)

Long. cell. s. proc. 31 µm ; c. 50 µm ; lat. s. proc. 26 µm ; c. 50 µm ; lat. isthm. 13 µm.

Cosmopolite. Argentine (Corrientes, étang Salada, 15.VII.1978, F).

St. trifidum Nordst. var. **inflexum** W. & West, 1896, *Trans. Linn. Soc. Lond.*, sér. 2, **5** (5) : 258, t. 16, f. 22. (Pl. I, 8.)

Les hémisomates, triangulaires en vue frontale, se terminent par trois grosses épines, parfois recourbées à chaque angle. En vue frontale les cellules sont plus larges que longues et à parois lisses.

Long. cell. s. proc. 29 µm ; lat. s. proc. 42 µm ; lat. isthm, 10-12 µm.

USA ; Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. triundulatum Borge var. **floridens** Scott & Grönbl., 1957, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (8) : 47, t. 23, f. 3-6. (Pl. III, 1.)

Dans notre matériel nous avons observé des différences dans la forme et la distribution des épines axillaires, qui, à leur tour, présentent des différences avec les exemplaires de Scott et Prescott (1958).

Long. cell. s. proc. 27 µm ; c. 45-50 µm ; lat. s. proc. 13 µm ; c. 78-85 µm ; lat. isthm. 8,5 µm.

USA ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. urinator G. Smith var. **brasiliensis** Grönbl., 1945, *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (6) : 32, t. 14, f. 298. (Pl. III, 2, 3 ; V, 6.)

Dans nos exemplaires nous avons observé quelques variations de l'ornementation apicale et frontale, que nous montrons dans les planches.

Long. cell. s. proc. 27-30 µm ; c. 43-46 µm ; lat. s. proc. 15-17 µm ; c. 90-100 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Fernández, 14.II.1977, F).

St. vestitum Ralfs var. **denudatum** Nordst., 1870, *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, nº 14-15 : 230, t. 4, f. 40. (Pl. VII, 5.)

Cette variété n'a été signalée qu'une fois par Nordstedt (1869). A l'exception des dents latérales bifurquées, typiques de l'espèce, les apex sont dépourvus d'ornementation. Chaque bras présente 3 ondulations et finit en 3 petites épines.

Long. cell. s. proc. 15 µm ; c. 13-15 µm ; lat. s. proc. 9 µm ; c. 30 µm ; lat. isthm. 5.5 µm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang Iberá Sur, 12.II.1978, F ; étang Fernández, 14.II. 1978, F).

St. zonatum Börges., 1890, *in* Warmig, *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, **34** : 46, t. 5, f. 48, var. **zonatum**. (Pl. XVI, 8.)

Nos exemplaires sont pentaradiés, avec les bras typiquement divergents dirigés vers l'extérieur. Les apex sont ornés de très petites verrues formant une couronne. En vue frontale, la base des hémisomates présente une série de petites verrues.

Long. cell. s. proc. 24 μm ; c. 26 μm ; lat. s. proc. 14 μm ; c. 30 μm ; lat. isthm. 8,5 μm.

Brésil ; Argentine (Corrientes, étang El Carrafeño, 14.VII.1978, F).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Behre, K., 1956. — Die Süsswasseralgen der Wallacea – Expedition. *Arch. Hydrobiol.*, **23** (1) : 1-104.

Boldt, R., 1885. — Studier öfver sötvattensalger och deras utbredning. I. Bidrag till kannedomen om Sibiriens Chlorophyllophycées. *Oef. K. VetenskAkad. Förhandl.*, **42** (20) : 91-128.

Borge, O., 1899. — Ueber tropische und subtropische Süsswasser-Chlorophyceen. *Bih. K. svenska VetenskAkad. Handl.*, 24. Afd. **3** (12) : 1-33.

— 1903. — Die Algen der ersten Regnell'schen Expedition. 2. Desmidiaceen. *Ark. Bot.*, **1** (4) : 71-138.

— 1918. — Die von Dr. A. Löfgren in São Paulo Gesammelten Süsswasseralgen. *Ark. Bot.*, **15** (13) : 1-102.

— 1925. — Die von Dr. F. C. Hoehne während der Expedition Roosvelt — Rondon gesammelten Süsswasseralgen. *Arkiv. Bot.*, **19** (17) : 1-56.

Börgesen, F., 1890. — Symbolae ad flora, Brasiliae centralis cognoscendam. *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, **34** : 929-958.

Brook, A. J., 1959. — « *Staurastrum paradoxum* » Meyen and « *S. gracile* » Ralfs in the British Freshwater Plankton, and a Revision of the « *S. anatinum* » Group of Radiate Desmids. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **63** (3, 26) : 589-628.

Cleve, P. T., 1864. — Bidrag till Kännedomen om Sveriges sötvattens — alger af familjen Desmidieae. *Ofvers. VetenskAkad. Förh. Stokholm*, **20** (10, 1863) : 481-497.

Cooke, M. C., 1880. — British Desmids. An introductory list of Desmidiaceae found in the British Islands, since « Ralfs Desmideae ». *Grevillea*, **8** (48) : 121-128.

Couté, A., et G. Rousselin, 1975. — Contribution à l'étude des algues d'eau douce du Moyen Niger (Mali). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 277, Bot. 21 : 73-175.

Delponte, J. B., 1877. — Specimen Desmidiacearum subalpinarum. Pars altera, p. 97-283.

Ehrenberg, G., 1843. — Verbreitung und Einfluss des mikroskopischen Lebens in Süd- und Nord-Amerika. *Physik. Abh. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, **1841** : 291-415.

Förster, K., 1963*a*. — Desmidiaceen aus Brasilien. I. Nord-Brasilien. *Revue algol.*, **7** (1) : 38-92.

— 1963*b*. — Liste der Desmidiaceen der Torne-Lappmark (Südl. d Torneträsk) (Schwedisch — Lappland) mit Beschreibung neuer Desmidiaceen. *Naturwiss. Mitt. Kempten. Allg.*, **7** (2) : 47-56.

— 1964. — Desmidiaceen aus Brasilien. 2. *Hydrobiologia*, **23** (3/4) : 321-505.

— 1965. — Beitrag zur Desmidiaceen — Flora der Torne Lappmark in Schwedisch — Lappland. *Ark. Bot.*, **6** (2), ser. 2 : 109-161.

— 1969. — Amazonische Desmidieen. 1. Teil : Areal Santarém. *Amazoniana*, **2** (1/2) : 5-116.

— 1974. — Amazonische Desmidieen. 2. Teil : Areal Manés. — Abacaxis. *Amazoniana*, **5** (2) : 135-242.

Fritsch, F., & F. Rich, 1937. — Contributions to our knowledge of the Freshwater Algae of Africa. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, **25** (2) : 153-228.

Grönblad, R., 1920. — Finnländische Desmidiaceen aus Keuru. *Acta Soc. Fauna Flora fenn.*, **47** (4) : 1-98.

— 1945. — De algis brasiliensibus, praecipue Desmidiaceis. in regione inferiore fluminis Amazonas a Prof. August Ginzberger (Wien) anno 1927 collectis. *Acta Soc. Sci. fenn.*, n.s.B., **2** (6) : 1-43.

— 1948. — Freshwater Algae from Täcktom träsk. *Bot. Notiser*, **4** : 413-424.

Grönblad, R., G. Prowse & A. Scott, 1958. — Sudanese Desmids. *Acta bot. fenn.*, **58** : 1-82.

Irénée-Marie, F., 1954. — Les *Staurastrum* de la région des Trois-Rivières. *Hydrobiologia*, **9** (2/3) : 145-209.

Jao, C., 1949. — Studies on the freshwater algae of China. XIX. Desmidiaceae from Kwangsi. *Bot. Bull. Acad. sin.*, **3** : 37-95.

Krieger, W., 1932. — Die Desmidiaceen der Deutschen Limnologischen Sunda — Expedition. *Arch. Hydrob.*, supp. **11** : 132-230.

Lundell, P. M., 1871. — De Desmidiaceis, quae in Suecia inventae sunt observationes criticae. *Nova Acta R. Soc. Scient. upsal.*, ser. III, **8** (2) : 1-100.

Lütkemüller, J., 1900. — Desmidiaceen aus den Ningpo — Mountains in Centralchina. *Annln naturh. Hofmuseums*, **15** : 115-126.

Meneghini, G., 1840. — Synopsis Desmidiaearum hucusque cognitarum. *Linnaea*, **14** : 201-240.

Messikomer, E., 1960. — Algenflora der Gewässer des St. — Gotthard — Gebietes. *Schweiz. Z. Hydrob.*, **22** (1) : 177-224.

Meyen, F. J. F., 1828. — Beobachtungen über einige niedere Algenformen. *Nova Acta. Phys.-med. Acad. Caesar Leop. Carol Nat. Cur.*, **14** : 768-778.

Nägeli, C., 1849. — Gattungen einzelliger Algen physiologisch und systematisch bearbeitet. 139 p.

— 1861. — *In* : Pritchard, a history of Infusoria, including the *Desmidiaceae* and *Diatomaceae*, British and Foreign. Ed. 4. London.

Nordstedt, O., 1870. — Part 5, 18 : Fam. *Desmidiaceae*. In Warming Symbolae ad Floram Brasiliae centralis cognoscendam. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, 1869, nº 14-15 (1870) : 195-234.

— 1873. — Bidrag till Kännedomen om Sydligare Norges Desmidieer. *Acta Univ. lund.*, **9** : 1-51.

Rabenhorst, L., 1868. — Flora europaea algarum aquae dulcis et submarinae. III. Leipzig.

Playfair, G. I., 1913. — Plankton of the Sydney water supply. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, **32** : 160-201.

Raciborski, M., 1892. — Desmidya zebrane przez Dr. E. Cisatonia. Nakl. Akad. Umiejetnosci : 32 p.

Ralfs, J., 1845. — On the British Desmidieae. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **15** : 149-160.

— 1848. — The British Desmidieae. Londres. 226 p.

Rich, F., 1935. — Contribution to our knowledge of the Freshwater Algae of Africa. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, **23** (2) : 107-160.

Roy, J., & J. P. Bissett, 1886. — Notes on Japanese Desmids. *J. Bot.*, **24** : 193-196 ; 237-242.

Schmidle, W., 1895. — Weitere Beiträge zur Algenflora der Rheinebene und des Schwarzwaldes. *Hedwigia*, **34** : 66-83.

Scott, A. M., & R. Grönblad, 1957. — New and interesting Desmids from the Southeastern United States. *Acta Soc. Sci. fenn.*, N.S.B., **2** (8) : 1-62.

Scott, A. M., & G. Prescott, 1958. — Some Freshwater Algae from Arnhem Land in the Northern Territory of Australia. *Rec. Am.-Aust. Scient. Exped. Arnhem. Ld*, **3** : 8-136.

Scott, A. M., & G. Prescott, 1961. — Indonesian Desmids. *Hydrobiologia*, **17** (1/2) : 1-132.

Scott, A. M., R. Grönblad & H. Croasdale, 1965. — Desmid from the Amazon Basin, Brazil. *Acta bot. fenn.*, **69** : 1-94.

Skuja, H., 1949. — Zur Süsswasseralgen-Flora Burmas. *Nova Acta R. Soc. Scient. upsal.*, sér. IV, **14** (5) : 1-186.

Smith, G. M., 1922. — The phytoplankton of the Muskoka Region, Ontario, Canada. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, **20** : 323-364.

— 1924. — Phytoplankton of the Inland Lakes of Wisconsin, Part II. Desmidiaceae. *Bull. Univ. Wis.*, ser. 1270 (1048) : 1-227.

Tell, G., 1980. — Les Euglénophytes chlorophylliens du nord-est de l'Argentine. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **2**, sect. B, no 1 : 21-47.

Teiling, E., 1947. — *Staurastrum planctonicum* and *St. pingue*. A Study of Planktic evolution. *Svensk. bot. Tidskr.*, **41** (2) : 218-234.

— 1967. — The desmid genus *Staurodesmus*. *Ark Bot.*, **6** (11) : 467-629.

Thomasson, K., 1955. — A Plankton Sample from Lake Victoria. *Svensk. bot. Tidskr.*, **49** (1/2) : 259-274.

— 1957. — Notes on the plankton of Lake Bangweulu. *Nova Acta R. Soc. Scient. upsal.*, sér. IV, **17** (3) : 1-18.

— 1960. — Notes on the plankton of Lake Bangweulu. II. *Nova Acta R. Soc. Scient. upsal.*, sér. IV, **17** (12) : 1-43.

— 1971. — Amazonian Algae. *Inst. Roy. Sc. Nat. Belgique*, 2e sér., **86** : 1-57.

Turner, W. B., 1892. — Algae aquae Indiae orientalis. *Kongl. Sv. VetenskAkad. Handl.*, **25** (5) : 1-187.

West, W., & G. S. West, 1894. — A Contribution to our knowledge of the Freshwater Algae of Madagascar. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, sér. 2, **5** : 41-90.

West, W., & G. S. West, 1894. — New British freshwater algae. *Jl R. microsc. Soc.*, 1894 : 1-17.

West, W., & G. S. West, 1896. — On some North American *Desmidiaceae*. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, sér. 2, **5** (5) : 229-274.

West, W., & G. S. West, 1902. — A contribution to the freshwater algae of Ceylon. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, **6** (3) : 123-215.

West, W., & G. S. West, 1905. — A further contribution to the freshwater plankton of the Scottish Locks. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **41** (3) : 477-518.

West, W., & G. S. West, 1912. — British *Desmidiaceae*. Vol. IV, 191 p. Londres.

Wille, N., 1880. — Bidrag til Kundskaben om Norges Ferskvandsalger. I. Smaalenes Chlorophyllophyceer. *Christ. Vidensk.-Selsk. Förhandl.*, **11** : 1-72.

— 1884. — Bidrag till Sydamerikas Algflora. I-III. *Bih. K. svenska VetenskAkad. Handl.*, **8** (18) : 1-64.

Wolle, F., 1884. — Desmids of the United States. Bethlehem. 168 p.

— 1885. — Freshwater algae X. *Bull. Torrey bot. Club*, **12** : 125-129.

Manuscrit déposé le 12 février 1980.

PLANCHE I

1. *Staurastrum orbiculare* var. *denticulatum* Nordst.
2. *St. orbiculare* Ralfs var. *orbiculare.*
3. *St. orbiculare* var. *protractum* Playf.
4. *St. bieneanum* var. *depressum* Messik.
5. *St. muticum* Bréb. var. *muticum.*
6. *St. orbiculare* var. *depressum* Roy & Biss.
7. *St. striolatum* (Näg.) Arch. var. *striolatum.*
8. *St. trifidum* var. *inflexum* W. & West.
9. *St. furcatum* var. *aculeatum* Schmidle.
10. *St. aciculiferum* (West) Anders var. *burkartii* nov. var.
11. *St. teliferum* var. *pecten* (Perty) Grönbl.

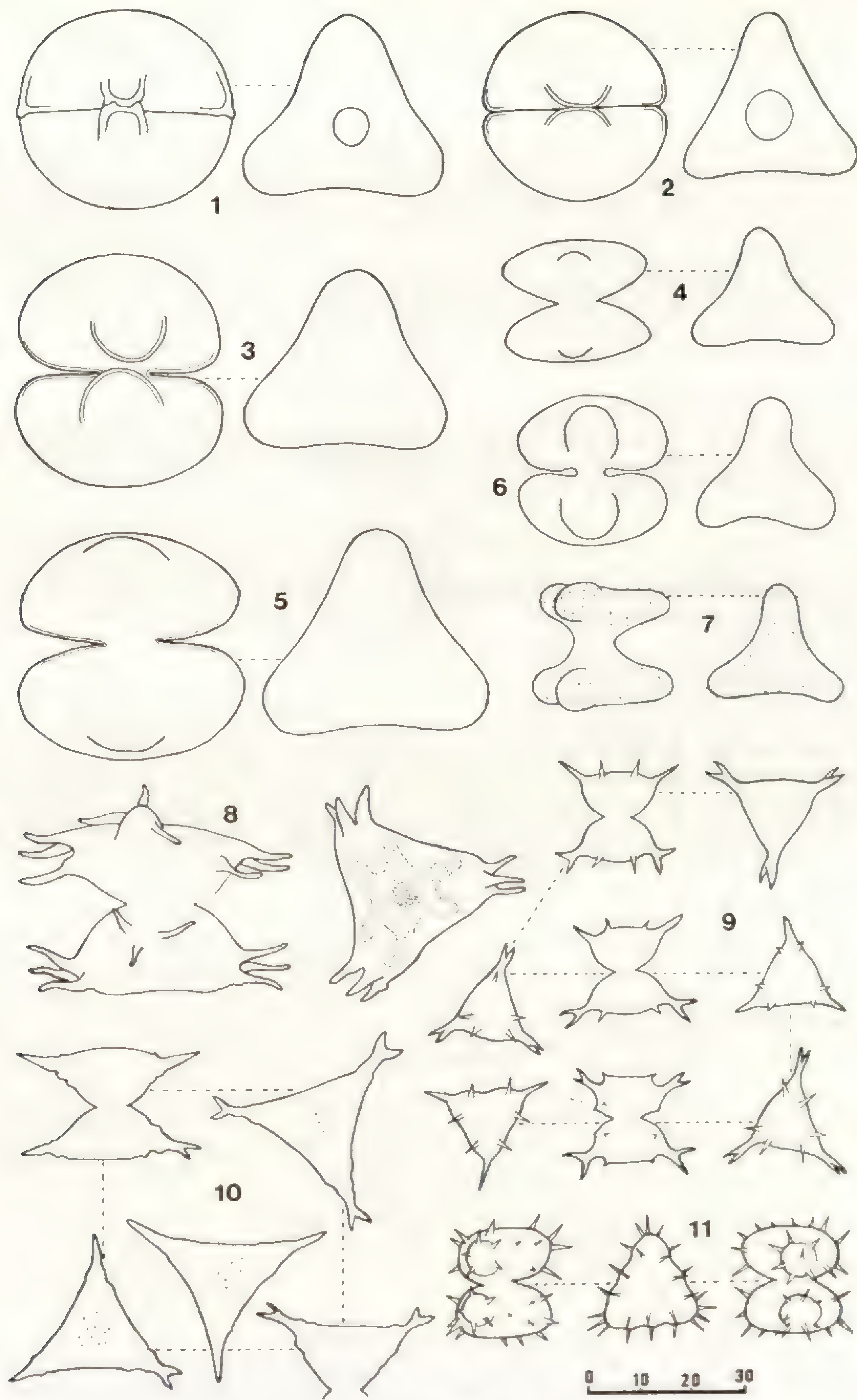


PLANCHE I

PLANCHE II

1. *Staurastrum quadrangulare* Bréb. var. *quadrangulare.*
2. *St. quadrangulare* var. *longispinum* Börg.
3. *St. tentaculiferum* Borge.
4. *St. teliferum* var. *groenbladi* (Grönbl.) Först.
5. *St. setigerum* Cleve var. *setigerum.*
6. *St. setigerum* var. *occidentale* W. & West.
7. *St. pseudoneglectum* Scott & Grönbl.
8. *St. bibrachiatum* var. *cymaticum* W. & West.
9. *St. perundulatum* Grönbl.

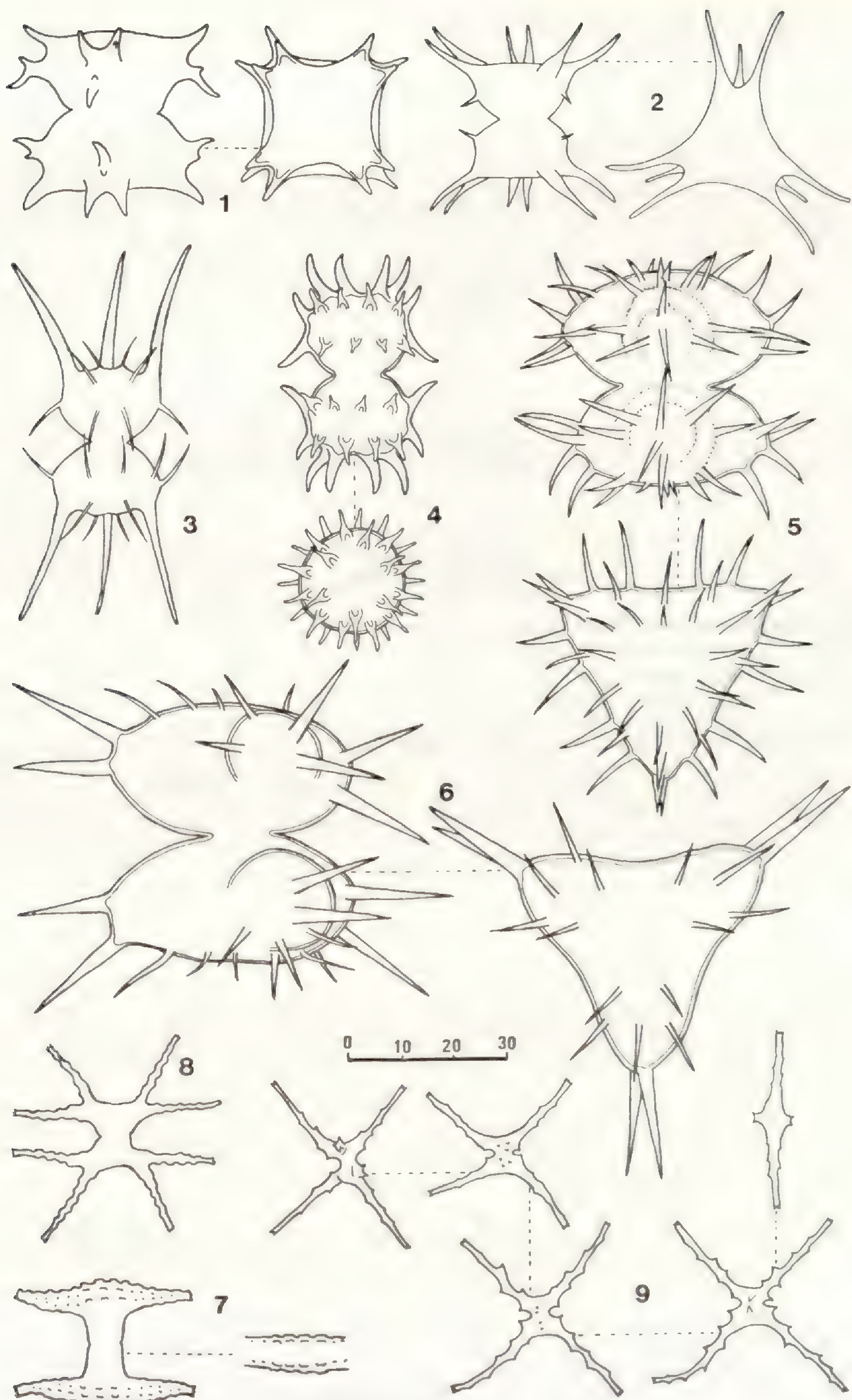


PLANCHE II

PLANCHE III

1. *Staurastrum triundulatum* var. *floridens* Scott & Grönbl.
2. et 3. *St. urinator* var. *brasiliensis* Grönbl.
4. *St. longibrachiatum* var. *kriegeri* Grönbl.
5. *St. grallatorium* var. *brasiliensis* (Grönbl.) Först.
6. *St. excavatum* var. *planctonicum* Krieg.
7. *St. octoverrucosum* Scott & Grönbl. var. *cabrerae* nov. var.

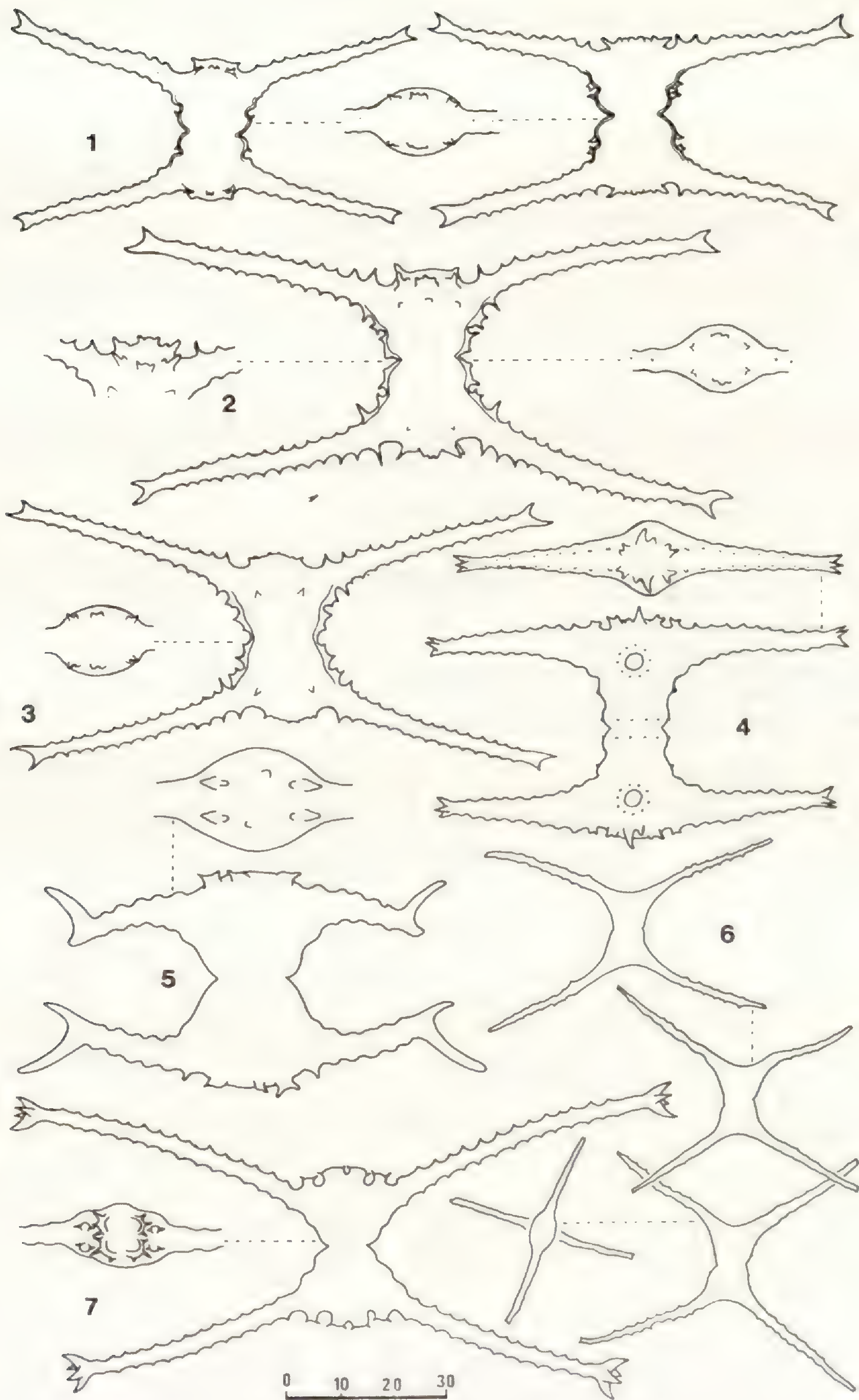


PLANCHE III

PLANCHE IV

1. *Staurastrum quebecense* fa. *biradiata* I.-Marie.
2. *St. leptocladum* var. *cornutum* Wille.
3 et 4. *St. leptocladum* var. *subinsigne* Scott & Grönbl.
5. *St. leptocladum* Nordst. var. *agilis* nov. var.
6. *St. richianum* (Fritsch & Rich) Thomass. fa. *richianum*.

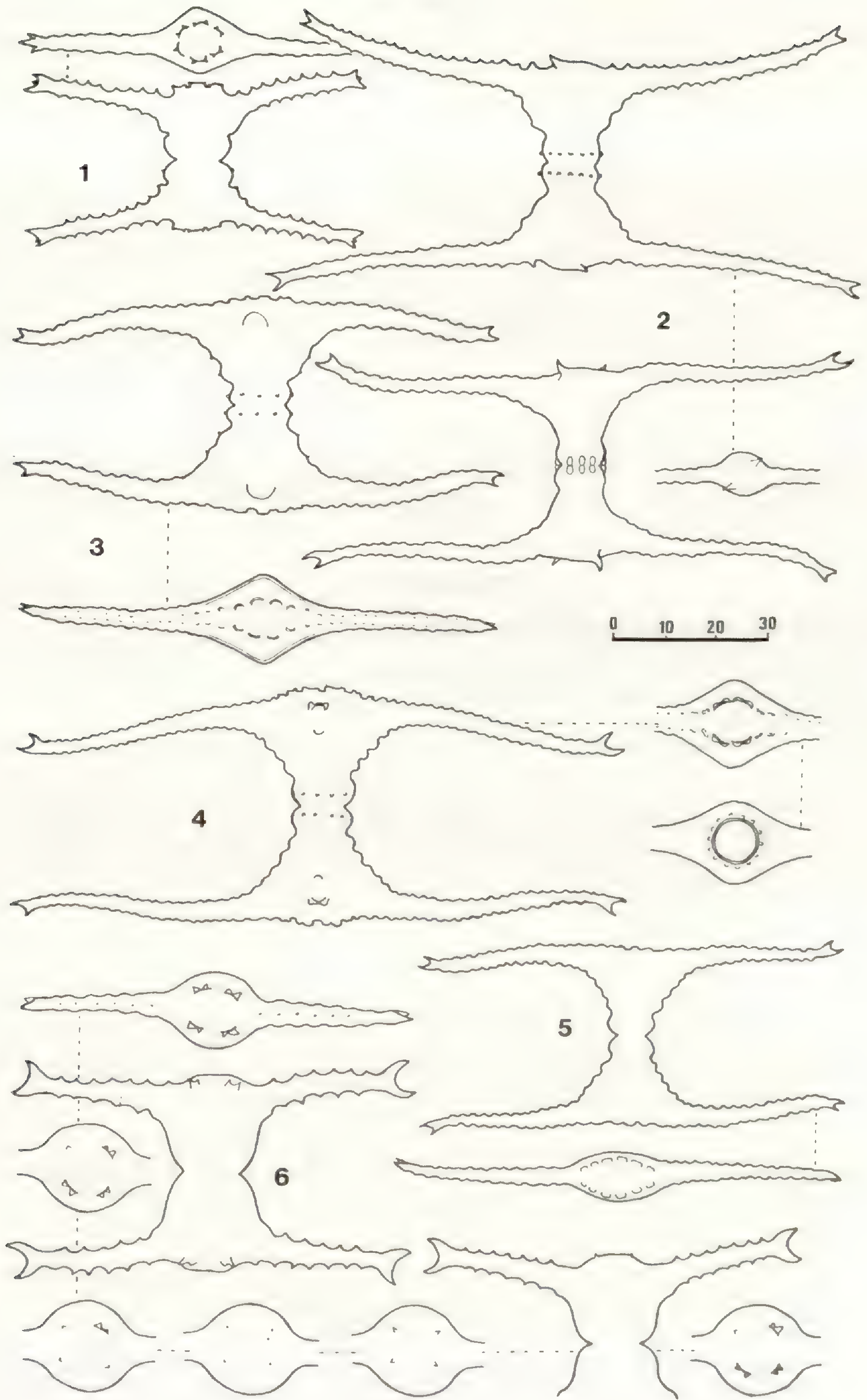


PLANCHE IV

PLANCHE V

1. *Staurastrum lezae* Thomass. var. *argentinensis* nov. var.
2. *St. lepidum* var. *latecurvatum* Grönbl.
3. *St. richianum* (Fritsch & Rich) Thomass. fa. *tridentatus* nov. fa.
4. *St. longibrachiatum* var. *coronatum* (Scott & Grönbl.) nov. comb.
5. *St. tectum* var. *ayanense* Grönbl. fa. *nana* nov. fa.
6. *St. urinator* var. *brasiliensis* Grönbl.

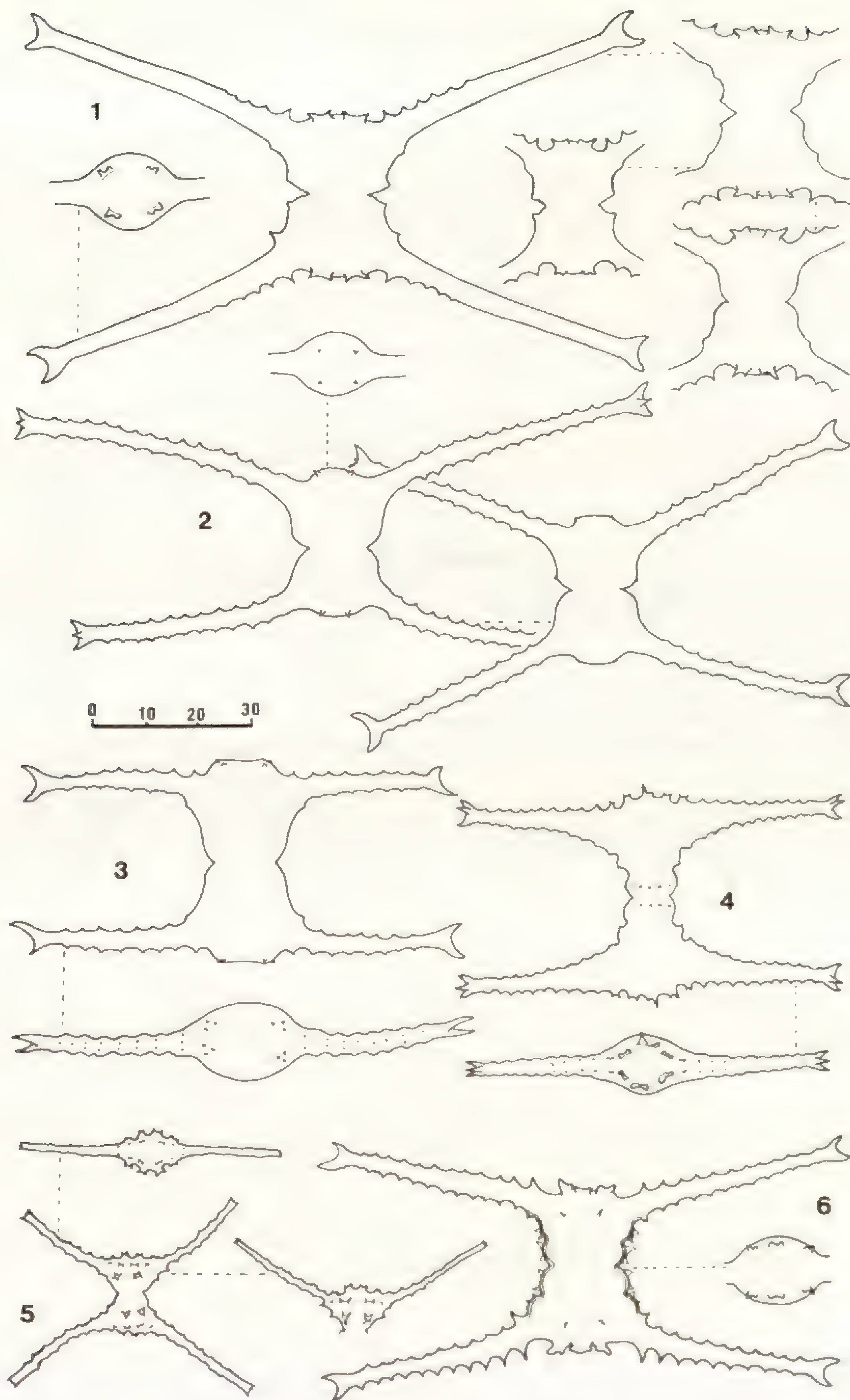


PLANCHE V

PLANCHE VI

1. *Staurastrum anchora* W. & West var. *anchora.*
2. *St. elatipes* Scott & Grönbl. fa. *simplex* nov. fa.
3. *St. guarrerae* nov. sp.
4. *St. columbetoides* var. *ginzbergeri* (Grönbl.) Scott.
5. *St. octoverrucosum* Scott & Grönbl. var. *dawsonii* nov. var.
6. *St. columbetoides* W. & West var. *pusilla* nov. var.
7. *St. columbetoides* var. *ginzbergeri* (Grönbl.) Scott fa. *undulatum* (Först.) nov. comb.

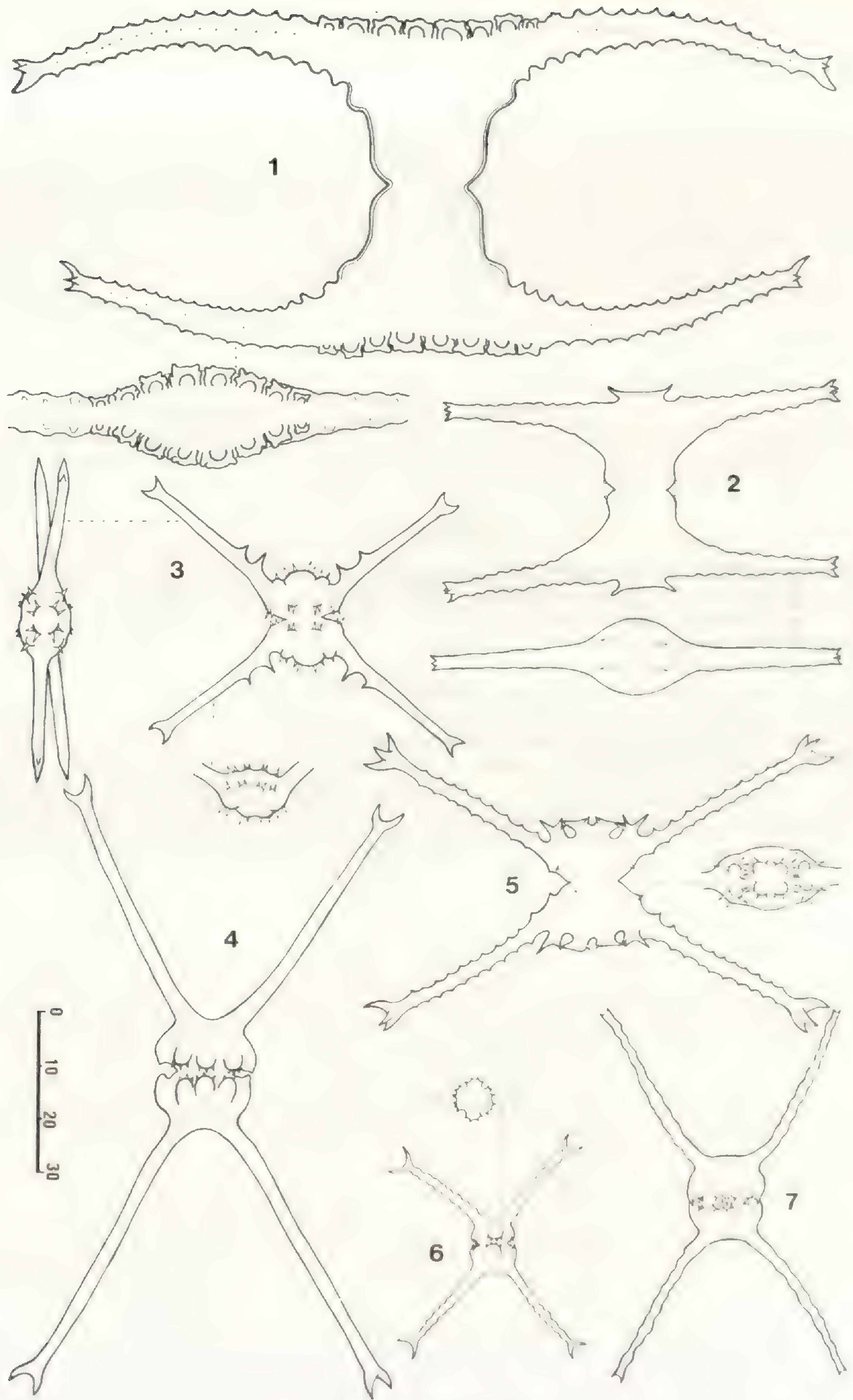


PLANCHE VI

PLANCHE VII

1. *Staurastrum cyclacanthum* W. & West var. *cyclacanthum.*
2. *St. subcyclacanthum* Jao var. *subcyclacanthum* fa. *bidentatum* nov. fa.
3. *St. spiniceps* var. *trifidum* Scott & Prescott.
4. *St. cyclacanthum* var. *armigerum* Scott & Prescott.
5. *St. vestitum* var. *denudatum* Nordst.
6. *St. anatinum* fa. *denticulatum* (G. M. Smith) Brook.
7. *St. hexacerum* var. *ornatum* Borge fa. *minor* nov. fa.
8. *St. coronulatum* (Boldt) Först. var. *coronulatum*, forma.
9. *St. bicoronatum* var. *philippinense* Behre forma.

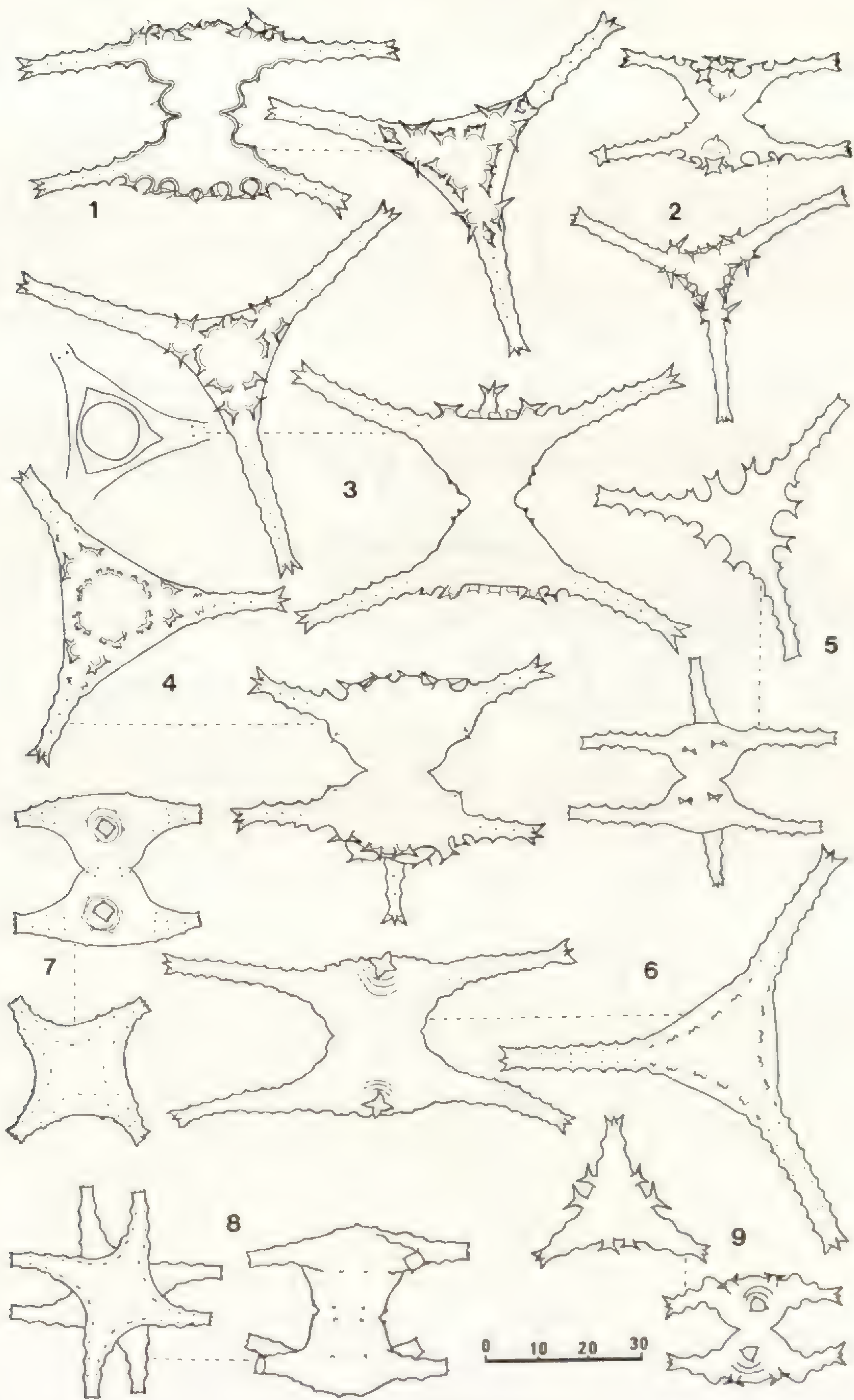


PLANCHE VII

PLANCHE VIII

1. *Staurastrum subanchora* Grönbl.
2. *St. disputatum* var. *sinense* (Lütkem.) W. & West.
3. *St. floriferum* var. *variabile* Rich.
4. *St. margaritaceum* var. *gracilius* Scott & Grönbl.
5. *St. pseudosebaldi* var. *latum* (Scott & Prescott) nov. comb. fa. *multiverrucosa* nov. fa.
6. *St. subavicula* W. & West var. *subavicula*.

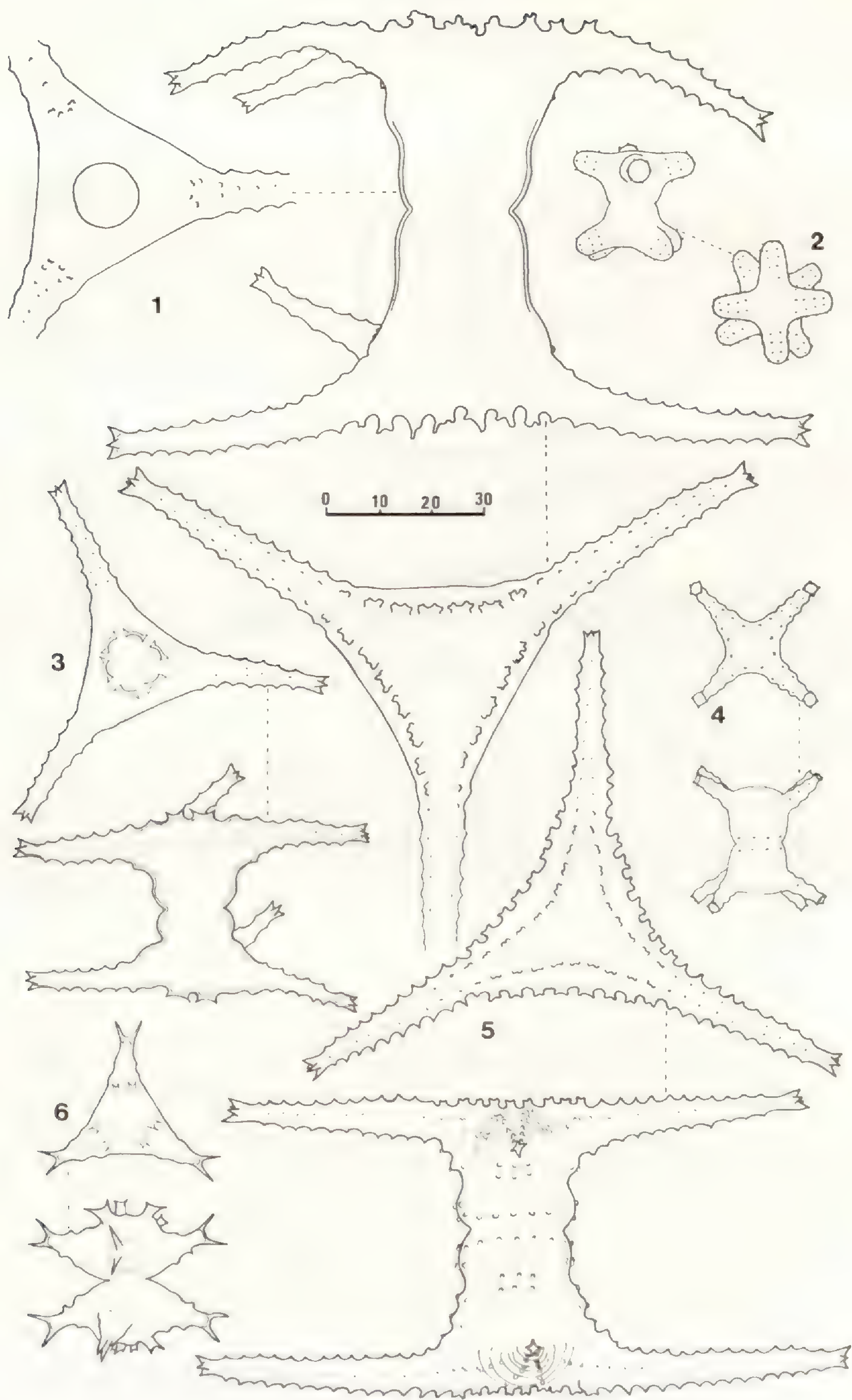


PLANCHE VIII

PLANCHE IX

1. *Staurastrum javanicum* var. *subanchoroides* fa. *multiornata* nov. fa.
2. *St. anatinum* Cooke & Wills forma.
3. *St. cingulum* (W. & West) G. M. Smith var. *cingulum*.
4. *St. manfeldtii* Delp. var. *manfeldtii*.
5. *St. laeve* Ralfs var. *laeve*.
6. *St. elegantissimum* var. *brasiliensis* fa. *triradiatum* Först.
7 *St. paradoxum* Meyen var. *paradoxum*.

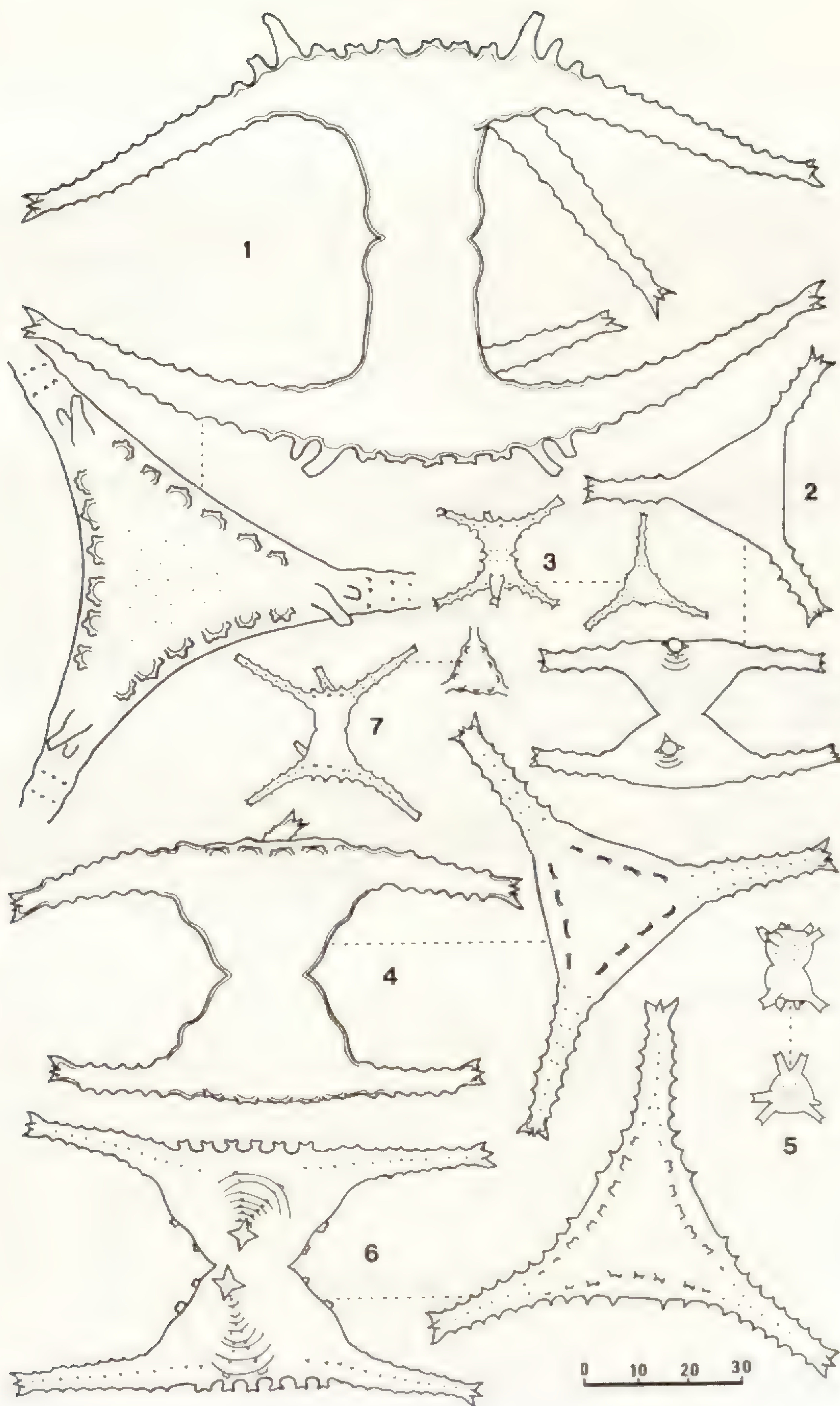


PLANCHE IX

PLANCHE X

1. *Staurastrum crenulatum* (Näg.) Delp. var. *crenulatum*.
2. *St. pseudosebaldi* var. *unguiculatum* Borge.
3 et 5. *St. pseudosebaldi* var. *planctonicum* Teil.
4. *St. pseudosebaldi* Wille var. *pseudosebaldi*.
6. *St. gracile* Ralfs var. *gracile*.

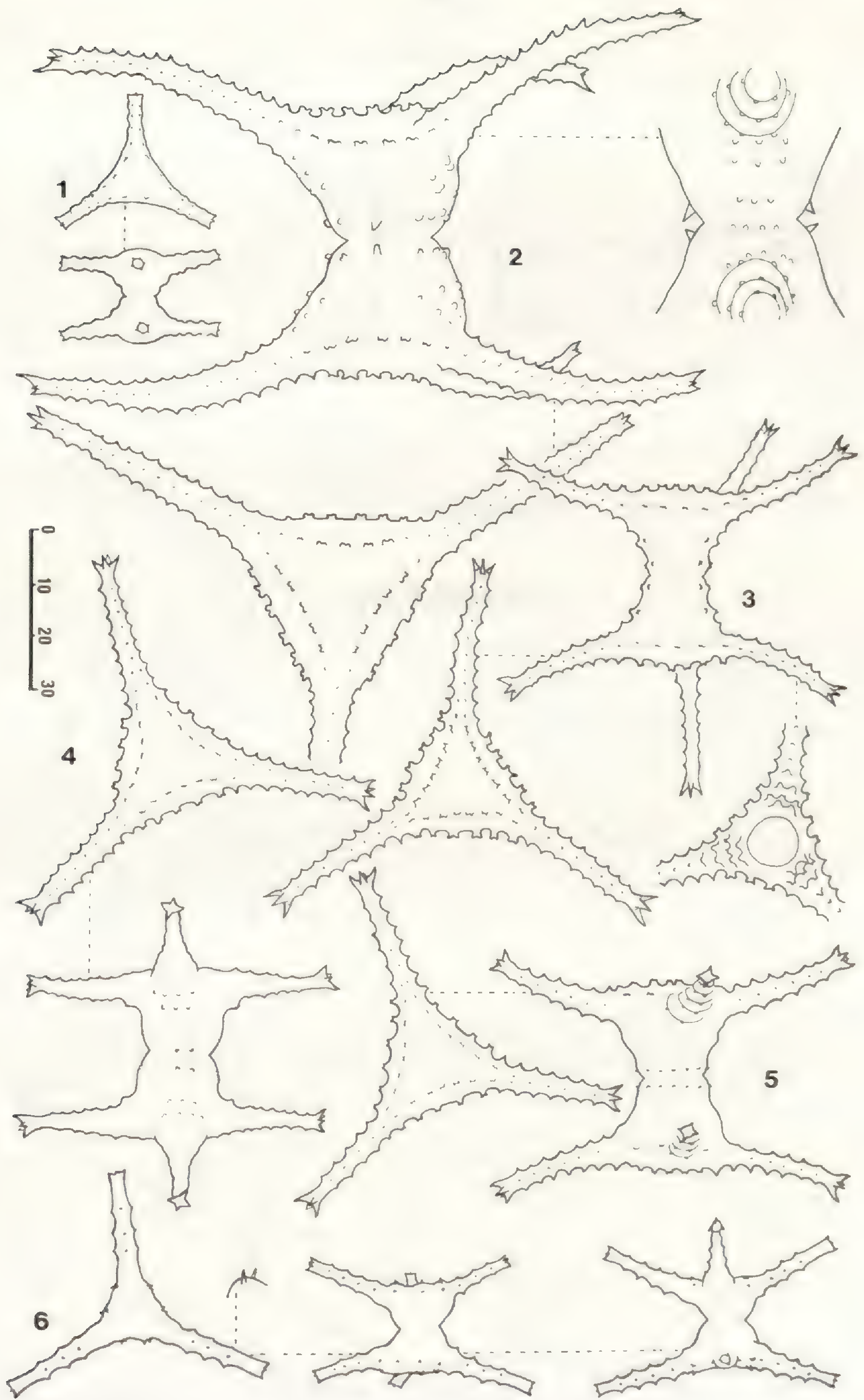


PLANCHE X

PLANCHE XI

1. *Staurastrum anchora* W. & West var. *anchora*.
2. *St. gracile* var. *coronulatum* Boldt.
3. *St. bicoronatum* var. *simplicius* W. & West forma.
4. *St. javanicum* var. *subanchoroides* Couté et Rouss.
5. *St. pseudotetracerum* var. *curvatum* Grönbl.

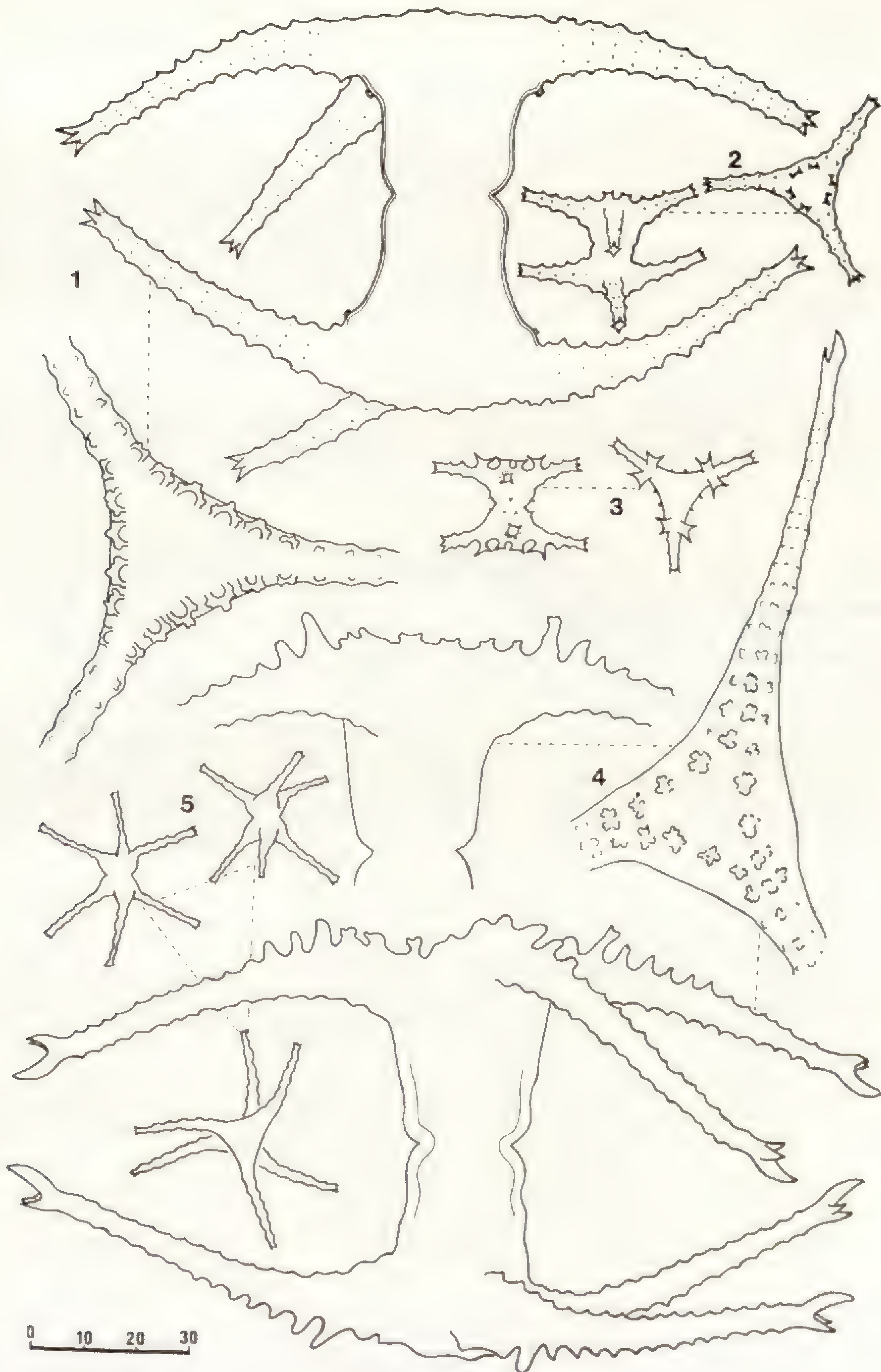


PLANCHE XI

PLANCHE XII

1. *Staurastrum sebaldi* var. *ornatum* Nordst.
2. *St. pseudosebaldi* Wille var. *planctonicum* Teil.
3. *St. forficulatum* var. *minus* (Fritsch & Rich) Grönbl. & Scott.
4. *St. ceraster* var. *pulchrum* Scott & Grönbl. forma.
5. *St. ankyroides* var. *abbreviatum* Skuja.

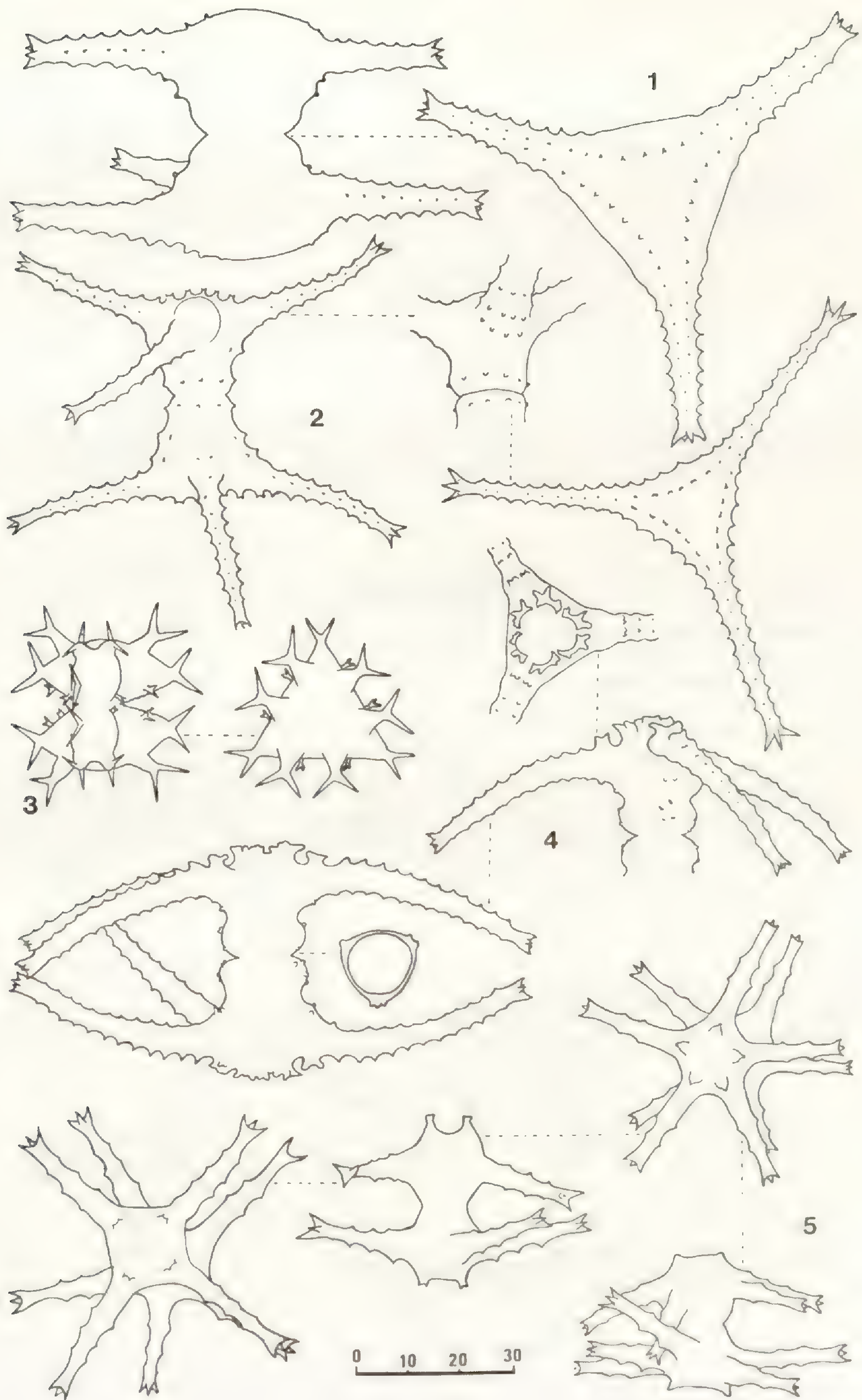


PLANCHE XII

PLANCHE XIII

1. *Staurastrum spiculiferum* Borge. 5-radiata.
2. *St. spiculiferum* Borge, 4-radiata.
3. *St. limneticum* var. *nygaardii* Krieg.
4. *St. gemilliparum* Nordst. var. *fabrisii* nov. var.
5. *St. boergensenii* var. *elegans* Borge.

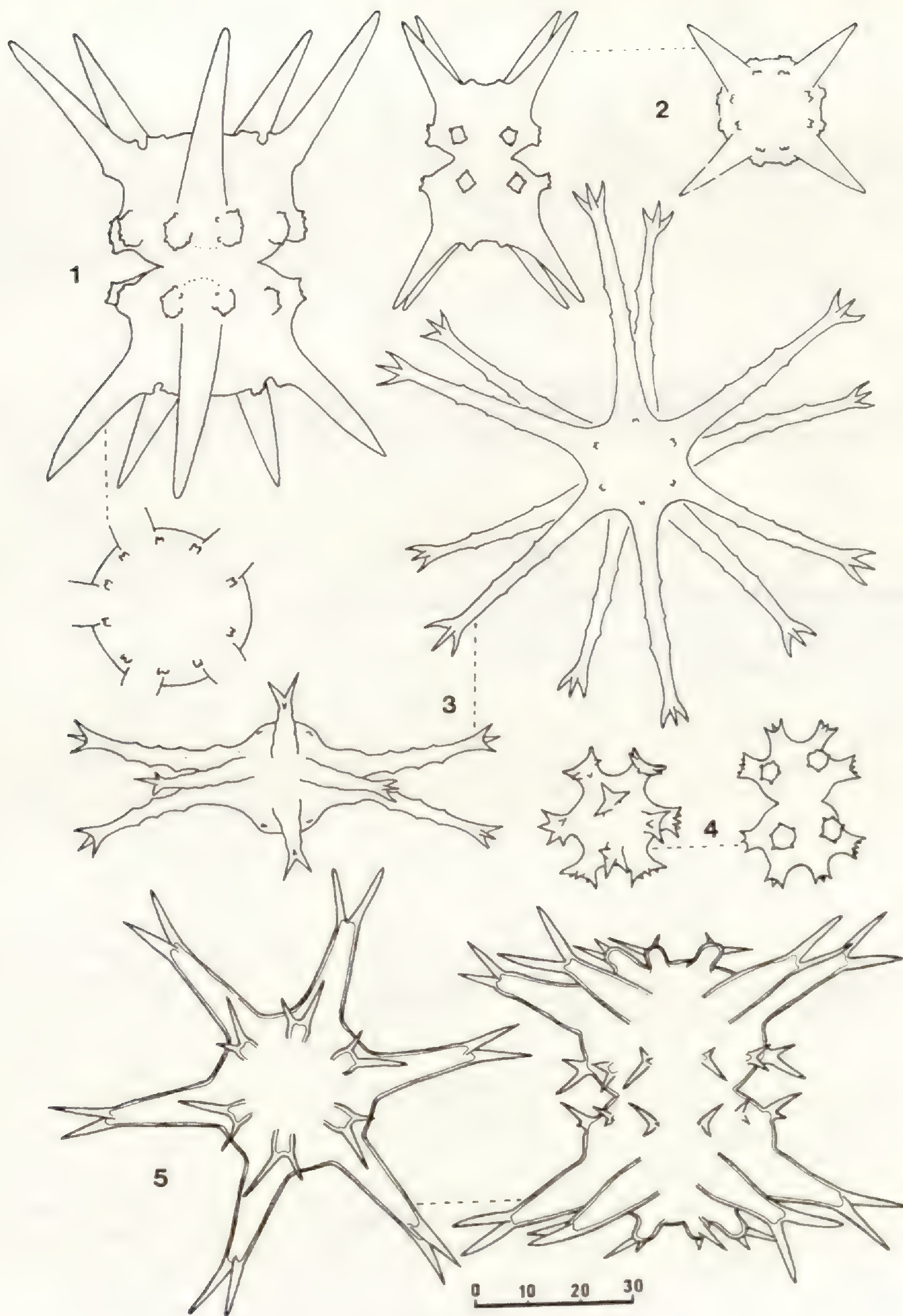


PLANCHE XIII

PLANCHE XIV

1. *Staurastrum subnudibrachiatum* W. & West var. *subnudibrachiatum*.
2. *St. arctiscon* (Ehrenb.) Lund.
3. *St. rotula* Nordst. (vue apicale avec onze bras).
4. *St. sexangulare* var. *brasiliensis* Grönbl.

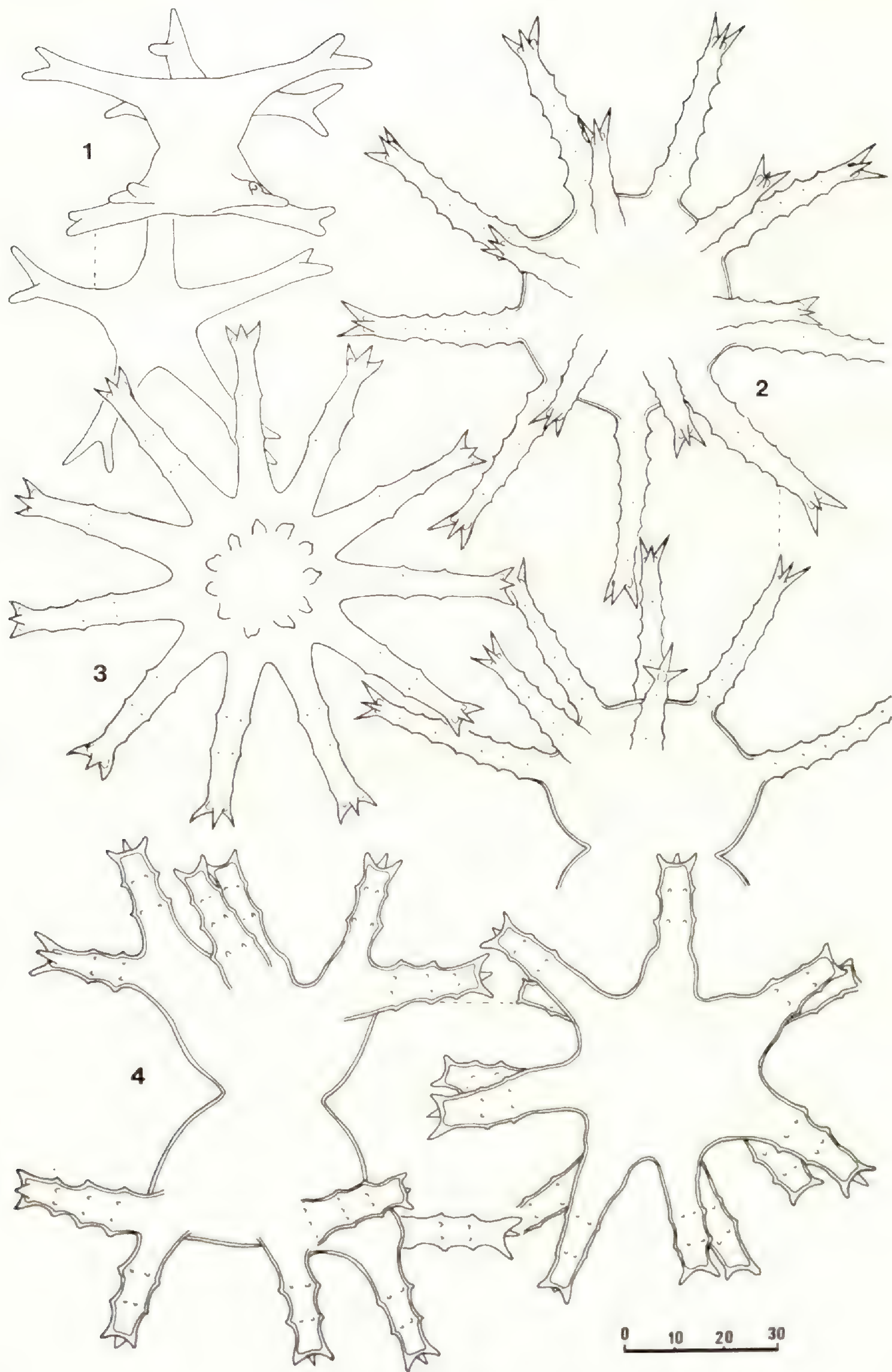


PLANCHE XIV

PLANCHE XV

1. *Staurastrum brasiliense* Nordst. var. *brasiliense.*
2. *St. leptacanthum* var. *borgei* Först.
3. *St. tohopekaligense* Wolle var. *tohopekaligense.*
4. *St. rotula* Nordst.

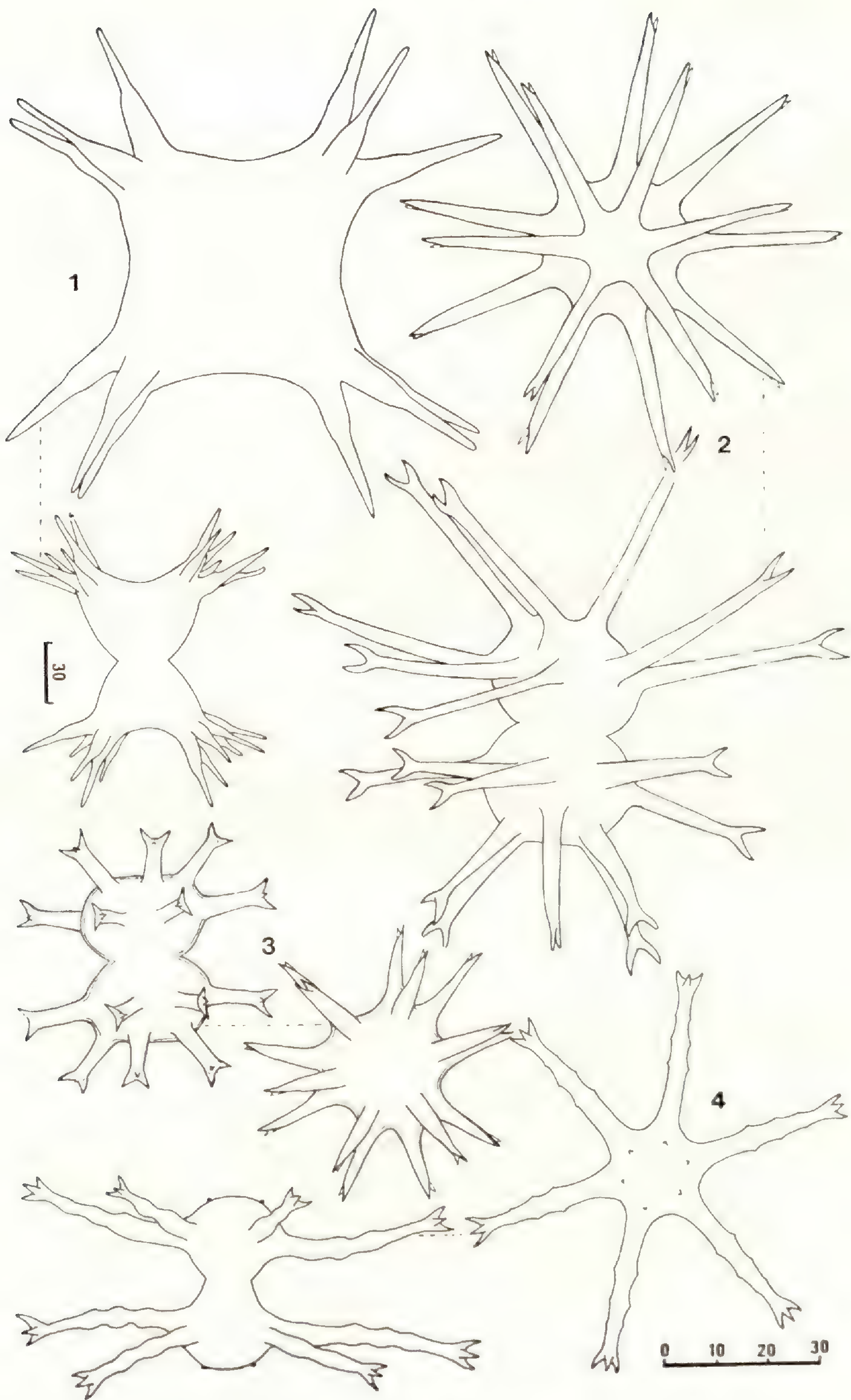


PLANCHE XV

PLANCHE XVI

1. *Staurastrum pinnatum* var. *floridens* Scott & Grönbl. forma.
2. *St. pinnatum* Turn. var. *neiffii* nov. var.
3. *St. stelliferum* Borge var. *stelliferum.*
4. *St. pinnatum* var. *reductum* Krieger.
5. *St. distentum* Wolle var. *tropica* nov. var.
6. *St. asterioideum* var. *nanum* (Wille) Grönbl.
7. *St. elegantissimum* var. *brasiliensis* Först.
8. *St. zonatum* Börges. var. *zonatum.*
9. *St. mutabile* Turn. var. *mutabile.*

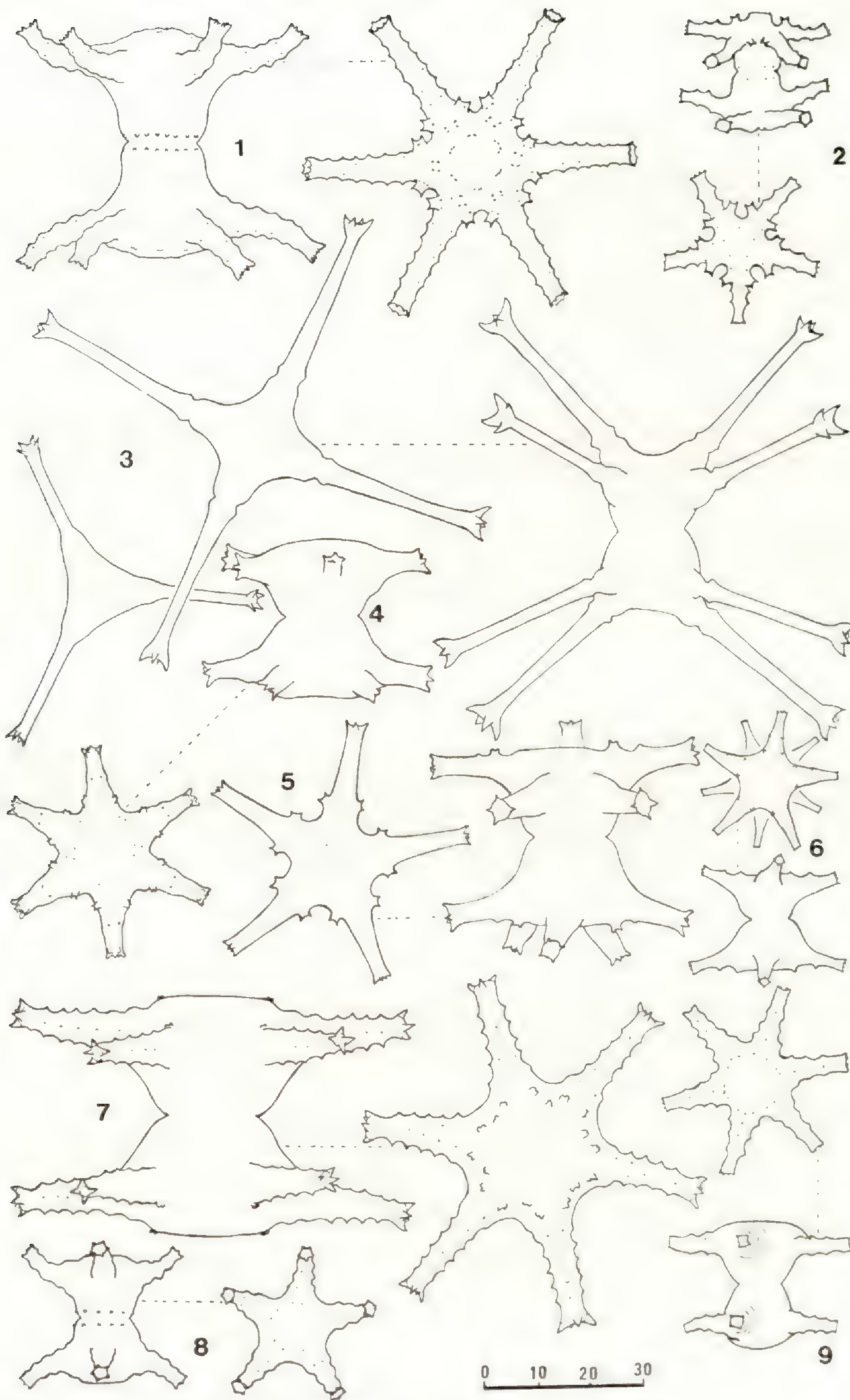


PLANCHE XVI

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, n° 2 : 209-219.

Laboulbéniales nouvelles (Ascomycètes), parasites de Coléoptères et de Diptères [1]

par Jean Balazuc *

Abstract. — Descriptions of six new species of Laboulbeniales (Ascomycetes), parasitic on Coleoptera and Diptera : *Laboulbenia meridensis*, on *Andinotrechus naranjoi* (Col. Carab. Trechidae) from Venezuela ; *L. cyrtomatis*, *L. matilei*, *L. tsacasi*, on *Cyrtoma* (Dipt. Drosophilidae) from Africa ; *Rickia huggerti*, on *Homalium* (Col. Staphylinidae) from Europe ; *R. hyperborea*, on *Micralymma* (Col. Staphylinidae) from northern sea shores of Europe and Asia.

---

1. **Laboulbenia meridensis** n. sp.

(Fig. 1-2)

Eulaboulbenia, melanopsallia, synandrocarpa, malacochaeta, e partibus (pediculo, appendicibus) griseo-flavo lucido colore, ceteroquin suffusca. Basalis cellula curvata, quinquies longior quam latior; subbasalis ea major, ipsa triens longior quam latior. Saepta II-III ac II-VI subaequa, valde obliqua. Cellula III sesquipliciter longior quam latior; corpus IV + V ea longitudine, et magis latitudine majus. Cellula IV supero-externe rotundata nec protrudens; cellula V ampla, triangula, supero-interne denudata, psallium repellens. Psallium crassum, opacum, valde obliquum, perithecii quartam ultimam partem, a qua late disjunctum, adaequans. Paraphysopodium longe orthogonium, quater et dimidio longius quam latius, breviorem cellulam unam sustinens quae ipsa duas suppares, simplices, rigidas, elongatas appendices suffert. Andropodium paraphysopodio minus, appendicem unam breviorem sustinens. Cellula VI trapeziformis, valde obliqua; perithecii basales cellulae conspicuae. Perithecium lagaeniforme, subsymmetricum, duplo et dimidio longius quam latius, haud constricto collo, summo ostio, paribus rotundatis, hyalineis labris. Ascospora ignota.
Tota longitudo : 305 µm. Majores appendices : 550 µm. Perithecium : 150 × 50 µm.
Parasitus Andinotrechi naranjoi *Mateu (Coleopt. Carab. Trechidae) in Venezolanis montibus.*

Habitus banal, mais appendices remarquablement longs. Portion pédicellaire du réceptacle et appareil appendiculaire d'un jaune grisâtre clair ; androstiche (finement guilloché transversalement) et périthèce d'un brun moyennement opaque. Cellule basale très incurvée, cinq fois aussi haute que large ; subbasale plus grande, en pentagone allongé, trois fois aussi haute que large ; septa II-III et II-VI subégaux, très obliques. Cellule III une fois et demie aussi haute que large ; ensemble IV + V un peu plus haut et beaucoup plus large. Angle supéro-externe de IV longuement arrondi mais non lobé. Cellule V grande, triangulaire, dans l'angle supéro-interne de IV, ayant un bord libre entre le périthèce et

* *6, rue Alphonse Daudet, F-95600 Eaubonne.*
1. Voir : *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3e sér., 1975, n° 325, Bot. 22 : 177-200, et 1977, n° 442, Bot. 29 : 1-14.

le psallium et refoulant en dehors celui-ci qui est fortement oblique par rapport au périthèce. Le psallium, épais et opaque, a son extrémité interne au niveau de l'union des deux derniers quarts du périthèce ; son extrémité interne est fortement en retrait par rapport au bord externe de la cellule IV. Paraphysopode en rectangle très allongé, quatre fois et demie aussi haut que large, continué par une cellule plus courte qui supporte deux appendices longs (deux fois la hauteur totale du corps du Champignon), subégaux, simples, rigides, presque hyalins, formés de 5-6 cellules allongées. Andropode d'un tiers plus court et un peu plus étroit que le paraphysopode, supportant un appendice simple de 5 cellules, égal au quart des précédents. Pas d'anthéridies observées sur les exemplaires adultes. Cellule VI en parallélogramme. Cellules basales du périthèce nettes. Périthèce en forme de bouteille, légèrement asymétrique, deux fois et demie aussi haut que large, assez brusquement rétréci en goulot, à aires opaques préapicales du type habituel, à ostium terminal encadré de lèvres égales, arrondies, hyalines. Ascospores non observées.

Dimensions : cf. ci-dessus.

Trois exemplaires, dont un immature (avec trichogyne, et phialide terminant l'appendice interne) sur la face inférieure de la tête et du prothorax d'une femelle d'*Andinotrechus naranjoi* Mateu (*in litt.*), de Paramo Piedra Blanca, alt. 4 000-4 250 m, province de Merida, Vénézuela, V-1977, J. Mateu leg. Le genre et l'espèce de cet hôte sont encore inédits : il s'agit d'un Carabique Trechidae récolté sous les pierres dans les hautes landes à *Speletia* arborescentes.

Le parasite décrit ici diffère tout à fait des *Laboulbenia* connues sur les Trechidae. Il est remarquable par l'allongement des cellules basales des appendices, surtout l'externe, ainsi que des appendices eux-mêmes.

2. **Laboulbenia cyrtomatis** n. sp.
(Fig. 3-4)

« Ceraiomyces », *rectissimus, praetermodum longipes, praeter nonnullas plus minusve fuliginosas partes hyalineo-viridi colore. Basalis cellula deciens, subbasalis autem quindeciens longior quam latior, ambae lucidae. Saeptum I-II transversum ; saepta II-III ac II-VI subaequa, similiter obliqua. Androstichum unicellulare, duplo ac dimidio longius quam latius, gynosticho haerens, externe fumosum. Psallium tenuissimum, basales perithecii cellulas adaequans. Paraphysopodium cum singulari superante cellula supinum, curvatum, infuscatum cornu efficiens. Andropodium paraphysopodio dimidio minus, supinum, curvatum, densem, hyalineum appendicum fasciculum sustinens, cum singulari, amplo, lagaeniformi interne projecto antheridio. Cellula VI corpus III + IV + V aequans, eique haerens. Perithecium ampulliforme, triens longius quam latius, praesertim media parte infuscatum, supino, lucidiore collo, rotundatis nec prominentibus hyalineis ostiolaribus labris. Ascospora ignota.*

Tota longitudo : 470 µm, *Receptaculi maxima latitudo :* 25 µm. *Appendices :* 50 µm. *Antheridium :* 12 × 4 µm. *Perithecium :* 65 × 20 µm.

Parasitus cujusdam Muscae ad genus Cyrtoma *(Diptera, Drosophilidae) in Africa occidentali.*

Forme rectiligne, extrêmement allongée ; parties claires très légèrement verdâtres ; parties sombres d'un gris fuligineux. Unguis très petit, finement lancéolé. Ensemble I + II formant une tige d'une longueur démesurée, parfaitement droite quoique flexible chez l'individu frais, vingt fois aussi longue que sa largeur maxima, II quatre fois plus longue que I. Ensemble indivis III + IV + V (type *Ceraiomyces*) subrectangulaire, deux fois

et demie aussi haut que large, accolé parallèlement au gynostiche, fortement pigmenté au bord dorsal. Cellule d'insertion des appendices triangulaire, basse, cernée d'un très fin psallium noir situé au niveau des cellules basales du périthèce. Paraphysopode piriforme ou rectangulaire, deux fois et demie aussi haut que large, supportant une cellule unique de moitié moindre, leur ensemble figurant une corne émoussée fortement courbée extérieurement, opacifiée surtout à son bord concave. Andropode de moitié moins haut que le paraphysopode, supportant une dizaine d'appendices très fins, hyalins, ramifiés, à trois étages de cellules dont les extrêmes sont les plus longues et s'effilochent à leur extrémité, le tout agglutiné en un dense faisceau incurvé en dehors, concentriquement à l'appendice externe. Quelques spécimens possèdent une anthéridie hyaline, assez grande, régulièrement piriforme, insérée sur une des cellules basales du faisceau d'appendices, orientée perpendiculairement en dedans et se projetant ainsi sur le périthèce. Cellule VI égale à l'ensemble III + IV + V, accolée parallèlement à lui, finement guillochée transversalement. Périthèce en forme de cornue, sa longueur (développée) triple de sa largeur maxima, son tiers apical régulièrement rétréci en un goulot incurvé dorsalement, concentrique à l'appareil mâle qu'il surplombe, l'apex étant à angle droit sur l'axe de la portion basale. Il est plus fortement pigmenté dans sa partie moyenne que dans sa partie basale, tandis que la partie collaire s'éclaircit progressivement jusqu'à l'ostium qui est hyalin. La pigmentation s'accentue le long des sutures pariétales, formant des bandes longitudinales torsadées. Lèvres ostiolaires arrondies, non saillantes, égales.

Dimensions : cf. ci-dessus.

Une trentaine d'exemplaires identiques entre eux, groupés en touffes sur le dernier tergite abdominal d'un *Cyrtoma* sp. (Diptera, Drosophilidae) de M'Bour (Sénégal) capturé au piège par B. Sigwalt en octobre 1979 (Muséum, Paris). Cet hôte n'a pu encore être déterminé spécifiquement : il appartient en effet à un groupe en cours de révision par L. Tsacas qui nous a aimablement communiqué l'exemplaire parasité.

L. cyrtomatis ainsi que deux espèces décrites plus loin (*L. matilei*, *L. tsacasi*) sont les premières connues chez les Drosophilidae, dont les Laboulbéniales parasites appartenaient toutes, jusqu'à présent, au genre *Stigmatomyces*. Par divers caractères (pour autant qu'on en puisse juger d'après les descriptions de Thaxter, pour la plupart dépourvues de figures), elles diffèrent plus ou moins fortement des espèces, au nombre d'une quinzaine, que l'on connaît chez les Diptères. Mais *L. cyrtomatis* est sans doute la plus remarquable par le faciès insolite qui résulte de l'allongement démesuré de ses cellules basales.

A l'exception de *L. diopsidis* Thaxter et de *L. muiriana* Thaxter, toutes ces *Laboulbenia*, y compris celles présentement décrites, ont une cellule indivise aux lieu et place des cellules III-IV-V : c'est le type *Ceraiomyces* de Thaxter (= *Laboulbeniella* de Spegazzini) dont la qualité de genre ou de sous-genre n'a pas été maintenue : il s'observe aussi chez certaines espèces parasites de Coléoptères Chrysomelidae.

3. **Laboulbenia matilei** n. sp.

(Fig. 5-6)

« Ceraiomyces », *claviformis, rectissimus, griseo-flavo lucido colore, praeter nonnullas subtiliter infuscatas partes. Basalis cellula quinquies longior quam latior, item subbasalis, haec illa fere duplo*

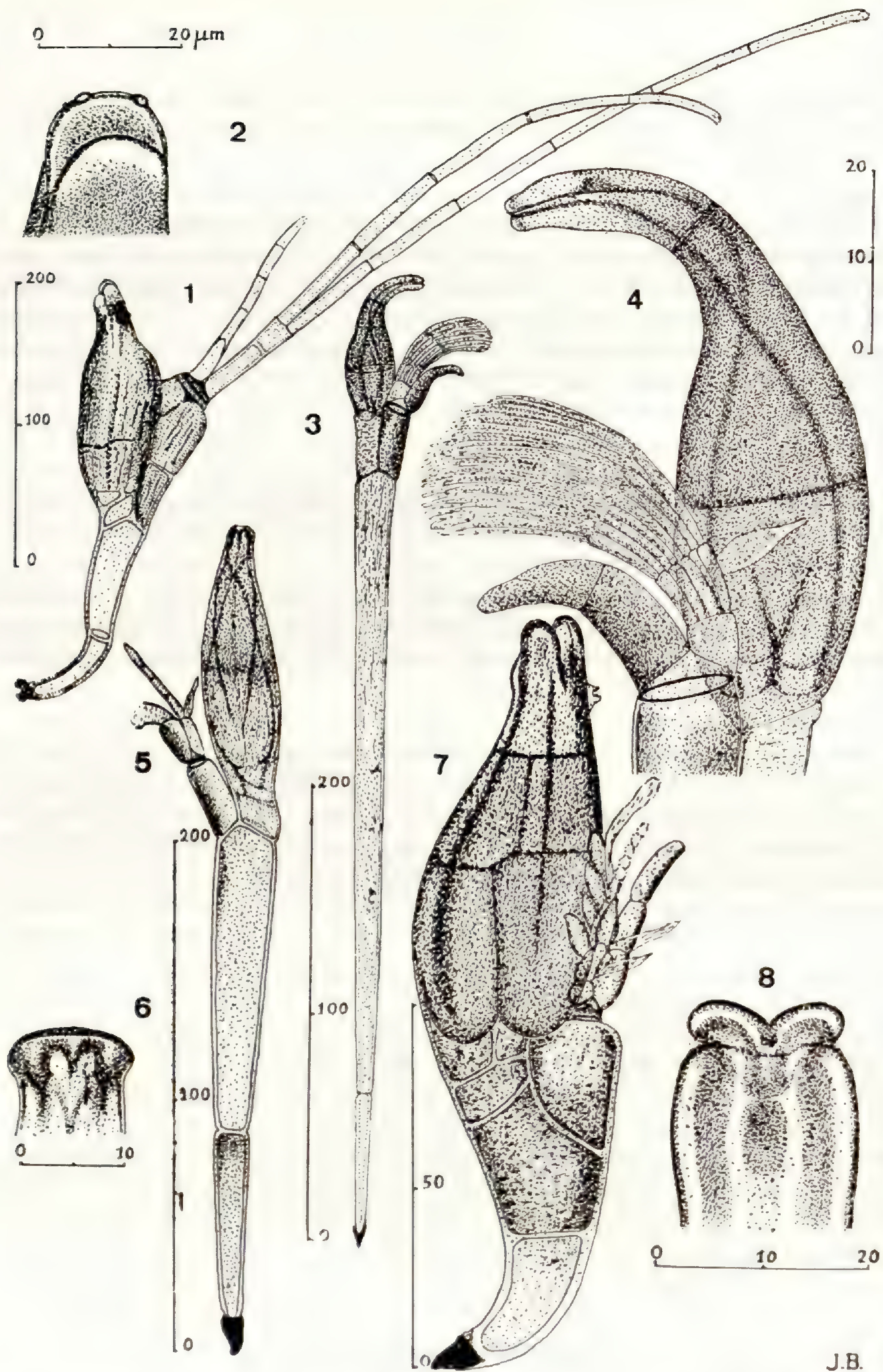


FIG. 1-8. — 1 : *Laboulbenia meridensis* n. sp., sur *Andinotrechus naranjoi* Mateu, des Andes de Merida, Vénézuela. 2 : *Id.*, apex du périthèce. 3 : *L. cyrtomatis* n. sp., sur *Cyrtoma* sp., de M'Bour (Sénégal), 4 : Partie supérieure d'un autre exemplaire. 5 : *L. matilei* n. sp., sur *Cyrtoma* sp., de la forêt de M'Balé (Centrafrique). 6 : *Id.*, apex du périthèce. 7 : *L. tsacasi* n. sp., sur *Cyrtoma* sp., de la Giants' Castle Reserve, Natal. 8 : *Id.*, apex du périthèce.

major. Saeptum I-II transversum; saepta II-III ac II-VI inaequa, attamen similiter obliqua. Androstichum unicellulare, duplo longius quam latius, externe infuscatum, a pediculato gynosticho sejunctum. Psallium minutum. Paraphysopodium andropodiumque paria, elongata, paucissimase gentes appendices ferentia. Antheridia ignota. Cellula VI trapeziformis. Perithecii basales cellulae parum conspicuae. Perithecium fusiforme, subsymmetricum, triens ac dimidio longius quam latius, tenuibus tortis vittis ornatum, obtuso nec capitulato apice, summo ostio. Ascospora ignota.

Tota longitudo : 320 µm. *Receptaculi maxima latitudo :* 25 µm. *Perithecium :* 105 × 30 µm. *Parasitus cujusdam Muscae ad genus* Cyrtoma *(Diptera, Drosophilidae) in Africa centrali.*

Forme élancée, coloration gris jaunâtre clair. Réceptacle droit, symétrique, très régulièrement élargi, à bords rectilignes. Cellule basale cinq fois aussi haute que large, légèrement enfumée à l'apex ; cellule subbasale de mêmes proportions mais de dimensions doubles ; leur septum de séparation transversal. Septa II-III et II-VI également obliques, ce dernier plus long. Ensemble III + IV + V représenté par une cellule unique (type *Ceraiomyces*), rectangulaire, deux fois aussi haute que large, enfumée à son bord externe, divergeant légèrement du gynostiche dès son tiers basal. Psallium étroit et mince, pentagonal, pigmenté, supportant un paraphysopode et un andropode assez hauts, égaux, celui-là surmonté d'un appendice réduit à sa base, celui-ci de 2 appendices grêles dont le moins rudimentaire, formé de 4 cellules, atteint tout au plus l'union des deux derniers tiers du périthèce. Pas d'anthéridies observées. Gynostiche formant pédicule, avec une cellule VI en parallélogramme ; cellules basales du périthèce peu distinctes. Périthèce fusiforme, à peu près symétrique, trois fois et demie aussi long que large, marqué de fines lignes torsadées de pigmentation, sans goulot individualisé, à apex obtusément arrondi et ostium terminal. Spores non observées.

Dimensions : cf. ci-dessus.

Quatre exemplaires sur le dessus de l'abdomen d'un *Cyrtoma* sp. (Diptères Drosophilidae) de la forêt de M'Balé, département de la Lobaye (Centrafrique), 7-IX-1967, L. Matile leg. (Muséum, Paris). L'hôte, non déterminé spécifiquement, semble appartenir à une espèce différente de celui de *L. cyrtomatis.*

Cette espèce rappelle la précédente par certains traits : vu l'affinité des hôtes, et compte tenu du fait que l'on ne dispose pas encore de matériaux suffisamment riches susceptibles, peut-être, de livrer des formes intermédiaires, on est tenté de l'en rapprocher. Il y a cependant des différences, les unes certes minimes, les autres importantes. Les dimensions sont un peu moindres ; l'allongement des cellules basales, quoique remarquable, est loin d'être aussi démesuré que chez *L. cyrtomatis.* La couleur est plutôt jaunâtre que verdâtre ; la cellule I est pigmentée à l'apex, de même que la région péri-ostiolaire du périthèce. Surtout l'appareil appendiculaire est considérablement réduit : l'androstiche et le gynostiche sont scindés, le périthèce apparaissant comme pédiculé. Celui-ci est droit et son apex, sans être capitulé, est bien plus épais.

4. **Laboulbenia tsacasi** n. sp.

(Fig. 7-8)

« Ceraiomyces », *late fusiformi habitu, suffusco-olivaceo colore, praeter cellulam I (subhyalineam), appendices, androstichi peritheciique extremas partes (lucidiores), guttato receptaculo. Basalis cellula triangula, curvata, duplo longior quam latior. Subbasalis cellula ampla, pentagonia. Saeptum I-II rectum, transversum ; saepta II-III ac II-VI valde obliqua, curvata. Corpus III + IV + V*

indivisum, amplum, supero-externe breviter rotundatum nec protrusum. Psallium coarctans, angustum, mediocriter infuscatum. Externa appendix (cum paraphysopodio) tribus oblongis cellulis externe infuscatis confecta, leviter diversa ac incurvata, medium perithecium adaequans. Andropodium minus, globosum, gracilibus ramusculis et spicatis antheridiis confusum fasciculum sustinens. Cellula VI rectangula, duplo latior quam longior, obliqua; perithecii basales cellulae conspicuae, subrectangulae. Perithecium proprium piriforme, receptaculo vix longitudine majus, duplo longius quam latius, ad apicem mediocriter angustatum nec capitatum, subapicalibus areis carens, attamen in longitudinem infuscatis fasciis ornatum, summo ostio, paribus rotundatis nigrolimbatis labris. Ascospora ignota.

Tota longitudo : 205 μm. *Receptaculi maxima latitudo :* 50 μm. *Antheridia :* 12 × 6 μm. *Perithecium :* 110 × 50 μm.

Parasitus cujusdam Muscae ad genus Cyrtoma *(Diptera, Drosophilidae) in Africa australi.*

Largement et régulièrement fusiforme, bombée du côté ventral, subrectiligne du côté dorsal. Coloration olivâtre moyennement sombre, la cellule basale subhyaline, le reste du réceptacle vaguement moucheté, le haut de l'androstiche, l'appareil mâle et l'apex du périthèce plus clairs. Cellule basale triangulaire, deux fois aussi haute que large à l'apex. Cellule subbasale grande, pentagonale, le septum I-II transverse, les septa II-III et II-VI obliques, courbes, ce dernier plus long. Androstiche formé d'une grande cellule unique, à angle supéro-externe arrondi mais non lobé dessinant un épaulement au-dessous du psallium. Celui-ci étroit, épais, pentagonal, peu pigmenté, situé au niveau de la base du périthèce qu'il chevauche partiellement. Appendice externe simple, formé (paraphysopode compris) de 3 cellules oblongues, égales, opacifiées au bord externe, l'extrémité atteignant la mi-hauteur du périthèce. Andropode bien plus court que le paraphysopode, globuleux, supportant un grêle bouquet de ramuscules plus ou moins effilochés et d'anthéridies, l'ensemble de celles-ci, au nombre de 5 ou 6, ayant l'aspect d'un épi qui se projette sur la marge du périthèce. Cellule VI rectangulaire, deux fois aussi large que haute, disposée obliquement, ainsi que les cellules basales du périthèce, subrectangulaires, égales; toutes nettement dessinées par des septa éclaircis. Périthèce proprement dit piriforme, un peu plus haut que le réceptacle, deux fois aussi haut que large, de largeur maxima en son premier tiers, sans col individualisé, à septa bien marqués, les longitudinaux rectilignes, non tordus. Des bandes de pigmentation floues rejoignent l'apex, sans s'élargir en aires opaques. Ostium terminal, à lèvres volumineuses et arrondies ne saillant pas latéralement, éclaircies, mais avec un liseré sombre. Reste du trichogyne présent. Spores non observées.

Dimensions : cf. ci-dessus.

Six exemplaires sur les pattes intermédiaires et postérieures d'une femelle de *Cyrtoma* sp. du groupe *appendiculata* Séguy (Diptera, Drosophilidae), de Drakensberg, Giants' Castle Reserve, Natal, B. et P. Stuckenberg leg. 18/25-IX-1961 (Muséum, Paris).

5. **Rickia huggerti** n. sp.
(Fig. 9-10-11)

Fungus hyalineus, subsymmetrice piriformis, duplo longior quam latior. Pediculus constanter latitudine auctus : basalis cellula minuta, duplo longior quam latior; subbasales cellulae majores. Praecipuus axis tribus seriebus confectus. Mediae seriei duodecim cellulae, pleraeque quadratae, e reliquis aliae ad fungi basim angustiores, aliae ad apicem immo complanatae. Anterioris seriei cellulae numero quater (excerpta subbasali), dissimiles, e quibus tertia maxima. Posterioris seriei cellulae numero duodecim (excerpta subbasali), mediae seriei cellulas longitudine aequantes, latitudine

immo superantes, seu tribus seu quinque attritis angulis. Anteriores appendiculiferae cellulae numero quinque, scalam simulantes; posteriores numero decem, pleraeque singulae, raro geminatae, ad lineam dispositae. Appendix prima dorsualem seriem superans; appendices secundae circumdatae; cunctae opacis anulis sublatae, elongatae, seu cylindratae, seu piriformes, rare globosae. Quarum in loco rara antheridia passim interposita, flammuliformia, uncinatis faucibus. Perithecium ovatum, totius fungi dimidiam partem subaequans, ovatum, duplo longius quam latius, parum angustato, obtuse quadrilabiato apice, ipsum retro omnino inclusum, ante immo e majore parte nudum.

Tota longitudo : 115 µm. *Maxima latitudo :* 45 µm. *Perithecium proprium :* 40 × 20 µm. *Secundae appendices :* 5-10 µm.

Parasitus Homaliorum *(Coleopt. Staphylinidae) in pluribus Europae regionibus. Typus in Galliae normanno litore lectus.*

Espèce hyaline (sauf l'unguis, les anneaux d'insertion des appendices et anthéridies et la cicatrice du trichogyne), insensiblement teintée de jaune verdâtre, à contour régulièrement piriforme et symétrique, deux fois plus haute que large. Pédicule nullement incurvé, triangulaire, la cellule basale petite, deux fois aussi haute que large, de même que les 2 cellules subbasales qui sont un peu plus grandes. Axe principal trisérié. Série médiaire de 12 cellules, subcarrées à la partie moyenne, un peu plus étroites vers la base du Champignon, de plus en plus aplaties mais presque aussi larges vers l'apex, celui-ci marqué par un lobe arrondi au milieu du bord distal. Série marginale antérieure de 4 cellules (subbasale non comprise), égales en hauteur à leurs correspondantes de la série médiaire, dissemblables, la 3e la plus grande, isodiamétrale. Série marginale postérieure de 12 cellules (subbasale non comprise) égales en hauteur à leurs correspondantes médiaires, un peu plus larges, plus ou moins triangulaires ou pentagonales à angles arrondis, celles de l'apex aplaties. Six cellules appendiculées antérieures, dissociées en marches d'escalier (1, 3, 2 cellules chez l'exemplaire figuré). Cellules appendiculées postérieures au nombre de 10 dont 2 seulement géminées, régulièrement échelonnées et engrenées avec les cellules de la série marginale. Appendices oblongs, cylindriques ou piriformes, parfois globuleux, hyalins, s'insérant par l'intermédiaire d'un anneau opaque. L'appendice primaire, presque toujours brisé, s'insère sur une cellule saillante à l'apex de la série postérieure. Les anthéridies font défaut chez de nombreux exemplaires ; lorsqu'elles sont présentes, elles sont peu nombreuses : une ou deux à l'extrémité distale de la série antérieure, s'insérant identiquement aux appendices stériles, flammuliformes à goulot recourbé (fig. 10). Périthèce égal en hauteur (cellule basale comprise) à un peu moins de la moitié du Champignon, deux fois aussi haut que large, ovoïde, symétrique, à apex modérément rétréci ne formant pas de véritable goulot, à 4 lèvres ostiales nullement saillantes. Il est complètement incorporé du côté dorsal, et seulement en son premier tiers du côté ventral. Cicatrice du trichogyne bien marquée.

Dimensions : cf. ci-dessus. La hauteur atteint 120 µm chez les plus grands exemplaires ; certains individus ont une forme élargie, presque discoïde. Dans notre matériel, deux exemplaires (dont l'un fig. 11) possèdent deux périthèces [1].

Sur diverses parties du corps de Coléoptères Staphylinidae du genre *Homalium* (ou *Omalium*) en Suède, France et Italie, et sans doute aussi dans toute l'Europe. La découverte de cette espèce est due à notre collègue L. Huggert, d'Umeå, qui avait projeté de la décrire

1. Cette « anomalie » semble fréquente. Une *Rickia zanettii* W. Rossi et Cesari, des Alpes pennines (W. Rossi) est dans le même cas. Thaxter (Ve Contrib., p. 55, pl. LIII fig. 8) mentionne un périthèce surnuméraire chez *R. platensis* Speg. et *R. pumila* Speg., et même Majewski (*Acta myc.*, 10, 1974, fig. 5d) figure un exemplaire de sa *Rickia polonica* avec 3 périthèces.

sous le nom de *R. omalii*, puis s'est généreusement dessaisi de cette priorité en notre faveur et nous a communiqué son matériel. Toutefois, l'état de conservation de celui-ci étant défectueux, nous avons préféré choisir le type parmi nos exemplaires de la côte normande. Dans la mesure où il peut être étudié, le matériel de Suède ne diffère aucunement de celui de France, ni de celui d'Italie que nous a aimablement confié notre collègue W. Rossi.

Hôtes : *Homalium riparium* Thoms. : Suède (Gotland) : Hoburgen ; Sandvik Östergarn (L. Huggert leg.). (Scanie) : Hälsingborg (O. Lundblad leg.) ; His Väderö (O. Lundblad, A. Olsson). France (Seine-Maritime) : Vaucotte, dans les paquets de Fucus rejetés par la mer au pied des falaises (J. B. leg. : type). — *H. caesum* Er. : Italie (Alpes Pennines : Prov. d'Aoste) : Val Veni Lago di Combal (A. Zanetti leg.). — *H. ferrugineum* Kraatz : Idem.

R. huggerti ressemble fort à *R. coleopterophagi* Paoli, 1911, dont nous avons donné une nouvelle description dans la *Revue de Mycologie*, 37, 1973, 5 : 256-259, fig. 2. Elle s'en distingue par sa taille plus petite, sa forme plus élancée, plus symétrique, et celle de son périthèce, surtout à l'apex. Les hôtes sont extrêmement différents : celui de *R. coleopterophagi* est un Acarien parasite d'un Coléoptère Scarabéide. Par contre, *R. huggerti* est bien distincte d'une autre *Rickia* parasite d'*Homalium* : *R. zanettii* W. Rossi et Cesari (*Giorn. bot. ital.*, 112, 1978, 1-2 : 71-73, fig. 7), sur *H. excavatum* Steph., du Mt. Baldo, province de Vérone. La description de nos collègues italiens, tout comme les préparations qu'ils nous ont communiquées, montrent que *R. zanettii* est en moyenne bien plus grande (150 à 200 µm) et que sa forme générale est tout autre : pédicule plus haut et plus individualisé, précédant un réceptacle brusquement élargi, celui-ci à bords plus parallèles (certains individus, toutefois, sont discoïdes). Le périthèce est plus globuleux et assez fortement pigmenté de brun rougeâtre. Les cellules appendiculifères sont géminées et les anthéridies nombreuses.

6. **Rickia hyperborea** n. sp.

(Fig. 12)

Fungus perlucidus, sive hyalineus, sive ochraceo diluto colore (tunc fulgidiore perithecio), subsymmetrice fusiformis, duplo longior quam latior. Pediculus haud secretus, constanter latitudine auctus, cum basali cellula tam longa quam lata. Praecipuus axis tribus seriebus confectus. Media series 9-13 cellulis, plerisque subquadratis, ad apicem amplitudine minutis confecta. Anterioris seriei cellulae numero tres (excerpta subbasali), suppares. Posterioris seriei cellulae numero septem (excerpta subbasali). Appendiciferae cellulae aliae simplices, aliae geminatae. Appendix prima dorsualem perithecii axillam attingens ; appendices secundae circumdatae, amplae, digitiformes, curvatae, inter quas pauca, lagaeniformia, recta antheridia sparsa. Perithecium ovatum, totius fungi dimidiam partem longitudine vel subaequans, vel leviter superans, duplo et dimidio longius quam latius, obtuso nec secreto apice, ipsum nudo ventre, immo semitecto dorso.

(Hic delineatum specimen) — Tota longitudo (avulso ungue) : 175 µm. *Maxima latitudo :* 70 µm. *Maximae appendices :* 30 × 5 µm. *Antheridia :* 12 × 5 µm. *Perithecium :* 90 × 45 µm. *Ascospora :* 45 × 6 µm. *(Aliud specimen, Trondhjem, ex mus.* J. Jarrige*) — Tota longitudo :* 120 µm. *Maxima latitudo :* 55 µm. *Maximae appendices :* 25 × 8 µm. *Antheridia :* 10 × 4 µm. *Perithecium :* 60 × 25 µm.

Hospites : Micralymma marinum *Ström (Coleoptera, Staphylinidae) in septentrionalis Europae litoribus ; Typus in Musaeo* L. Huggert *(Suecia).* M. brevilingue *Schiödte, subsp.* dicksoni *Mäkl. in orientalis Sibiriae arctico litore.*

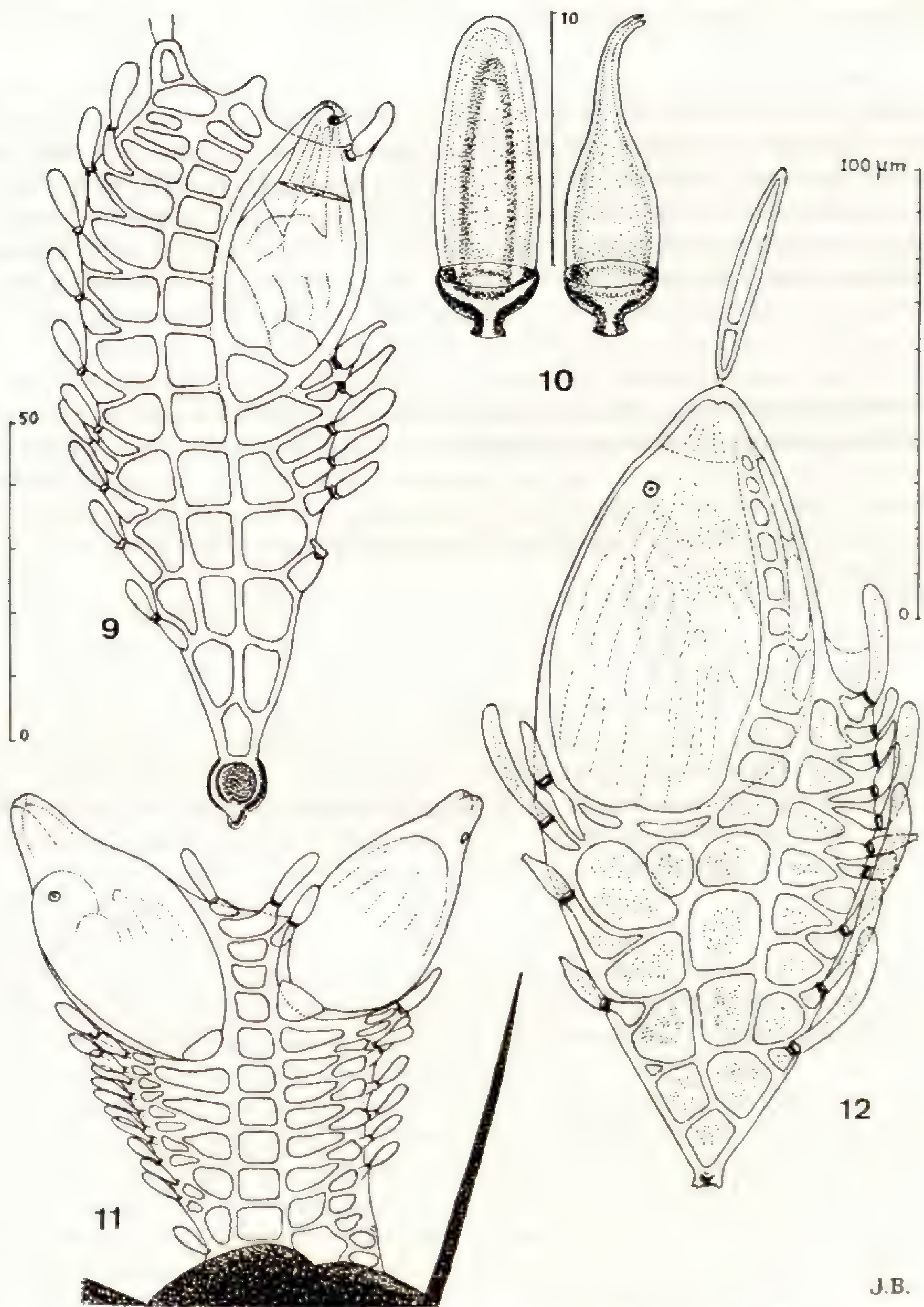


FIG. 9-12. — 9 : *Rickia huggerti* n. sp., sur *Homalium riparium* Thoms., de Vaucotte (Seine-Maritime). 10 : *Id.*, appendice et anthéridie. 11 : *Id.*, individu à deux périthèces. 12 : *R. hyperborea* n. sp. (émettant une spore), sur *Micralymma marinum* (Ström), de l'île de Lovunden (Norvège).

Espèce hyaline ou teintée de rose ferrugineux plus intense sur le périthèce. Faciès général largement fusiforme ; hauteur un peu supérieure au double de la largeur. Pédicule droit ou incurvé, nullement individualisé, à cellule basale assez grande, trapézoïde ou losangique, aussi haute que large, subégale aux cellules prébasales. Axe principal trisérié. Série médiaire de 9 à 13 cellules, pour la plupart subcarrées, devenant très petites vers l'apex. Série marginale antérieure de 3 cellules (subbasale non comprise) plus ou moins larges que les médiaires, subégales entre elles. Série marginale postérieure de 7 cellules (subbasale non comprise), les plus basales égales en hauteur et très larges. Cellules appendiculifères engrenées avec les marginales, les plus distales géminées. Appendices gros, digitiformes, s'insérant par l'intermédiaire d'anneaux opaques, en partie amputés ou avortés chez la plupart des exemplaires observés. Appendice primaire à l'aisselle dorsale du périthèce, souvent absent, amputé ou non identifiable. Anthéridies peu nombreuses (1 à 3 chez les exemplaires examinés), en forme de bouteille à col droit. Périthèce ovoïde, symétrique, deux fois aussi haut que large, d'une hauteur égale à la moitié de celle du Champignon, entièrement libre ventralement, engainé dorsalement jusqu'à sa mi-hauteur, ou au maximum sur les deux tiers de sa hauteur, à cloisons pariétales bien visibles, à lèvres ostiolaires non individualisées. Cicatrice du trichogyne bien marquée, ronde, aréolée, opaque, simulant curieusement l'œil d'un Poisson sur le profil du périthèce.

Dimensions : cf. ci-dessus.

Sur le dessus de l'abdomen de Coléoptères Staphylinides du genre *Micralymma*, où ce Champignon revêt l'aspect d'une petite écaille blanchâtre translucide : *M. marinum* (Ström). Norvège : île de Lovunden (66°21′ lat. N. ; 10° long. Est Paris), T. B. Engelmark leg., 12-VII-1970 (coll. L. Huggert, préparations n^{os} 530 à 536 ; type figuré ici, fig. 12, prép. n° 535) ; Trondhjem, Münster leg. (coll. J. Jarrige, Muséum Paris). France : Omonville-la-Rogue (Manche), récolte personnelle, 25-III-1979. — *M. brevilingue* Schiödte, subsp. *dicksoni* Mäklin. Côte arctique de la Sibérie orientale, entre les 67^{e} et 70^{e} degrés de lat. N. et 170° Est-176° Ouest Paris : Cap Jakan, Irkajpi, Jinretlen, Pitlekaj (Expédition Nordenskjöld, 1878-1880 : coll. L. Huggert, prép. n^{os} 1210 à 1220).

M. marinum vit dans les fentes de rochers de la zone intercotidale et se laisse submerger par les marées, de même que le Carabique Tréchide *Aepopsis robini* (Lab.) qui cohabite avec lui en maintes localités de notre pays et héberge aussi une Laboulbéniale spécifique : *Laboulbenia marina* Picard, 1908. En France, il se trouve dans les parties rocheuses du littoral depuis le Boulonnais jusqu'à l'embouchure de la Loire (du moins dans celles qui ont été épargnées par les pollutions pétrolières). Ailleurs, sa répartition est extrêmement vaste, comprenant les rivages de l'Europe septentrionale, du Spitzberg, de l'Islande, du Groenland, de Terre-Neuve et du Maine (USA) [1]. *M. brevilingue* ne semble pas offrir, du moins au même degré, la particularité écologique de son congénère. Décrit du Groenland, il existe aussi en Terre de Baffin ; sa sous-espèce *dicksoni* occupe le littoral arctique depuis l'embouchure de l'Iéniséï jusqu'au détroit de Béring (péninsule Tchoukotsky), aux îles de la mer de Béring et aux côtes de l'Alaska, descendant sur celles du nord-ouest du Canada. Sans doute *Rickia hyperborea* accompagne-t-elle ces hôtes sur les rivages septentrionaux

1. Cf. : W. O. Steel, *Ent. month. Mag.*, 94, 1958 : 140-142, et 97, 1961 : 237-238. L'espèce nord-américaine *stimpsoni* Le Conte a été mise en synonymie par Lindroth avec *marinum*. *M. laticolle* Motsch., de Sibérie, est à exclure du genre *Micralymma* ; en revanche, celui-ci récupère une troisième espèce, nullement littorale : *M. caucasicum* (Melichar), aux dépens d'un genre voisin.

du Nouveau monde, tant du côté Pacifique que du côté Atlantique, et il serait intéressant de l'y chercher. En tout cas, elle est, de toutes les Laboulbéniales connues, celle qui vit sous les plus hautes latitudes et subit les plus extrêmes rigueurs climatiques.

L. hyperborea diffère de *L. huggerti* par ses dimensions générales un peu plus grandes, sa portion pédicellaire courte, non individualisée, ses cellules moins nombreuses dans chaque série, ses appendices plus volontiers géminés, plus allongés et cylindriques, ses anthéridies à col droit, son périthèce en partie libre dorsalement. Leurs hôtes respectifs occupent dans la classification des places voisines. L'espèce présentement décrite est affectée d'une certaine variabilité ; le peu d'exemplaires que nous possédons de la côte normande n'ont aucune trace de la coloration rougeâtre des échantillons scandinaves et sibériens : un individu de Lovunden, bien que de petite taille (145 µm) a 7 appendices ventraux et 16 dorsaux, alors que ces nombres sont généralement de 4 à 6 et de 7 à 10 respectivement. La partie dorsale libre du périthèce peut se réduire au tiers de la hauteur totale, sans devenir nulle comme chez *R. huggerti*. En l'état du matériel dont nous disposons, nous ne croyons cependant pas devoir mettre en doute l'unicité de l'espèce qui doit être ainsi ajoutée, comme la précédente, à la liste de la flore française.

C'est encore à notre collègue L. Huggert, d'Umeå, que reviennent le mérite de sa découverte et nos remerciements pour nous avoir confié son matériel et autorisé à le décrire.

Manuscrit déposé le 12 février 1980.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, nº 2 : 221-222.

Constituants de *Gentiana montserratii* Vivant (Gentianaceae)

par Marcel Massias, Jacques Carbonnier et Darius Molho *

Abstract. — *Gentiana montserratii* (Gentianaceae, sect. Gentiana) contains trisubstituted xanthones (isogentisin and its 1-*O*-primeveroside), xanthone-*C*-glucoside (mangiferine) and flavone-*C* glucosides (isoorientin, isovitexin), one secoiridoid compound (gentiopicrin), one triterpene (ursolic acid) and the sugars usually encountered in Gentiana (glucose, fructose, primeverose, gentianose and gentiobiose).

Gentiana montserratii Vivant est une grande gentiane de la section Gentiana, endémique des Pyrénées espagnoles, et dont l'aire de répartition est extrêmement réduite. Espèce récemment décrite (Vivant, 1975), elle n'a encore fait l'objet d'aucune étude chimique.

L'analyse de la racine, des feuilles et des fleurs a été réalisée selon des méthodes précédemment décrites (Hostettmann, 1973 ; Carbonnier *et al.*, 1977 ; Massias *et al.*, 1977).

Les substances isolées ont été identifiées au moyen des techniques classiques (UV, RMN, chromatographie sur couches minces) par comparaison avec des échantillons authentiques. Les résultats sont donnés dans le tableau.

Série	Produit	Racines	Fleurs	Feuilles
Secoiroïde	Gentiopicrine	+	—	—
C-Glucoside de xanthone	Mangiférine	—	+	+
Triterpène	Ac. ursolique	+	+	+
C-Glucoflavones	Isovitexine	—	+	+
	Isoorientine	—	+	+
Sucres	Glucose	+	+	+
	Fructose	+	+	+
	Primevérose	+	+	+
	Gentianose	+	+	+
	Gentiobiose	+	+	+
Xanthones substituées en 1, 3, 7	Gentisine	—	—	—
	Isogentisine	+	+	+
	Gentioside	+	+	+

* *Laboratoire de Chimie appliquée aux corps organisés, Muséum national d'Histoire naturelle, 63, rue Buffon, 75005 Paris.*

L'espèce n'est connue que dans deux stations. La comparaison de la composition des feuilles entre les deux populations n'a pas montré de différence, ce qui argumente en faveur de sa stabilité.

Il est à noter que, contrairement à *G. lutea* L., dont elle est très proche, cette espèce ne renferme pas de gentisine (ou dihydroxy-1,7 méthoxy-3 xanthone), mais seulement son isomère, l'isogentisine (ou dihydroxy-1,3 méthoxy-7 xanthone) et son 1-*O*-primevéroside : le gentioside.

Comme toutes les espèces du genre, *G. montserratii* se caractérise par la présence simultanée d'une part de gentianose et de primevérose et, d'autre part, d'isoorientine et d'isovitexine ; comme pour les autres taxons de la section Gentiana, les xanthones de *G. montserratii* ne sont substituées qu'en positions 1,3 et 7. Ce résultat confirme la valeur taxonomique de cette donnée chimique, caractérisant ainsi parfaitement la section Gentiana (cf. CARBONNIER *et al.*, 1977).

Par ailleurs, l'absence de gentisine dans ce taxon pyrénéen, confronté au fait que toutes les espèces strictement alpiennes de la même section en sont pourvues, est un élément chorologique dont nous tenterons d'expliciter la signification ultérieurement (travaux en cours).

ORIGINE DU MATÉRIEL : Pinar aclarado de Oroel ca Jaca (Huesca) 1330 m — Espagne. Herbier de référence déposé au Laboratoire de Chimie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Remerciements

Nous tenons à exprimer notre gratitude envers J. VIVANT qui a bien voulu nous faire parvenir le matériel nécessaire à cette étude.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CARBONNIER, J., M. MASSIAS & D. MOLHO, 1977. — Importance taxonomique du schéma de substitution des xanthones chez *Gentiana* L. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 504, Sci. phys.-chim. 13 : 23-40.

HOSTETTMANN, K., 1973. — Phytochimie comparée de la section Coelanthe et étude des composés xanthoniques dans les feuilles de *Gentiana bavarica* L. Thèse Dr ès-Sciences, Université de Neuchâtel, 140 p.

MASSIAS, M., J. CARBONNIER & D. MOLHO, 1977. — Implications chimiotaxonomiques de la répartition des substances osidiques dans le genre *Gentiana* L. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 504. Sci. phys.-chim. 13 : 41-54.

VIVANT, J., 1975. — *Gentiana montserratii*, sp. nov. dans les Pyrénées occidentales de la province de Huesca (Espagne). *Bull. Soc. bot. Fr.*, **122** : 331-338.

Manuscrit déposé le 20 mars 1980.

Achevé d'imprimer le 31 octobre 1980.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 002 5

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935.
A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées. (Format in-4°.)

A — Zoologie

Dernières parutions

T. 107 — Beveridge (Ian). — A taxonomic revision of the genera *Cittotaenia* Riehm, 1881, *Ctenotaenia* Railliet, 1893, *Mosgovoyia* Spasskii, 1951, and *Pseudocittotaenia* Tenora, 1976 (Cestoda : Anoplocephalidae). 1978, 64 p., 102 fig.
T. 108 — Peignoux-Deville (Jacqueline). — Rôle du corps ultimobranchial (C.U.B.) dans la régulation du métabolisme calcique chez les Poissons Téléostéens. 1978, 71 p., 17 tabl., 11 pl. h.-t.
T. 109 — Auteurs multiples (Loïc Matile, éd.). — Faune entomologique de l'archipel des Comores. 1978, 388 p., fig., pl.
T. 110 — Pelletier (Jean). — Révision des espèces du genre *Marcina* F. Walker (Lépidoptères, Noctuidae, Ophiderinae). 1978, 143 p., 158 fig., 6 pl. h.-t.
T. 111 — Heim (Jean-Louis). — Les squelettes de la sépulture familiale de Buffon à Montbard (Côte d'Or). Étude anthropologique et génétique. 1979, 79 p., 22 tabl., 19 fig., 8 pl. h.-t.
T. 112 — Guinot (Danièle). — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogenèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. 1979, 354 p., 70 fig., 27 pl. h.-t.
T. 113 — Bayssade-Dufour (Christiane). — L'appareil sensoriel des Cercaires et la systématique des Trématodes digénétiques. 1979, 81 p., 42 fig.

A paraître

T. 114 — Boucher (Guy). — Facteurs d'équilibre d'un peuplement de Nématodes des sables sublittoraux.
T. 115 — Atlas des Cercaires.
T. 116 — Betsch (Jean-Marie). — Éléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes).
T. 117 — Illg (Paul L.) & Dudley (Patricia L.). — The family Ascidicolidae and its subfamilies (Copepoda, Cyclopoida), with descriptions of new species.
T. 118 — Tillier (Simon). — Gastéropodes terrestres et fluviatiles de Guyane française.

B — Botanique

T. 26 — Diptérocarpacées. Taxonomie — Phylogénie — Écologie. (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977.) 1979, 162 p., fig. pl.

C — Sciences de la Terre

Dernières parutions

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.
T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.
T. 43 — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

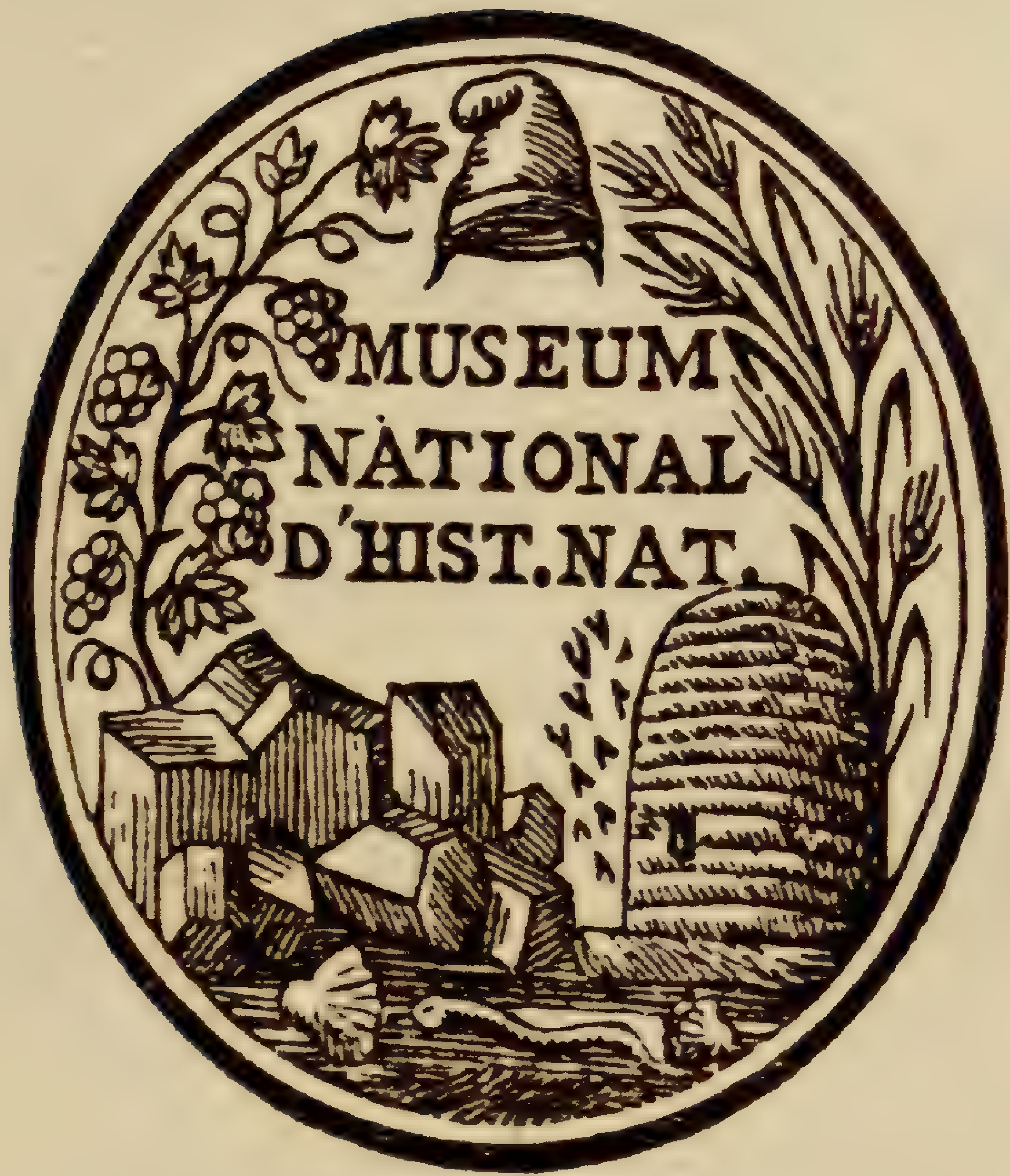
A paraître

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens.

D — Sciences physico-chimiques

T. 4 — Mercier (Christiane). — Synthèse de produits naturels dérivés du noyau diméthyl-2 2,chromène. 1969, 70 p.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.

ISSN 0181-0634

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
?R 14 1981
GARDEN LIBRARY

SECTION B

botanique

biologie et écologie
végétales
phytochimie

4e SERIE T. 2 1980 N° 3

Septembre 1980

// BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeurs : Prs E.-R. Brygoo et M. Vachon.

Comité de rédaction : MM. et Mmes M.-L. Bauchot, E.-R. Brygoo, J. Dorst, P. Dupérier, C. Dupuis, J. Fabriès, J.-C. Fischer, N. Hallé, J.-L. Hamel, S. Jovet, R. Laffitte, Y. Laissus, C. Lévi, D. Molho, C. Monniot, M. Vachon.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.
— pour les **abonnements et achats au numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1980

Abonnement général : 640 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.
Section B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

4e série, **2**, 1980, section B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), n° 3

SOMMAIRE

G. Paradis. — Un cas particulier de zones dénudées dans les mangroves d'Afrique de l'Ouest : celles dues à l'extraction de sel........................... 227

M. Nigaud. — Relations entre la structure exinique, la morphologie tectale du pollen, les conditions climatiques et écologiques chez certaines espèces du genre *Peucedanum* L. (Umbelliferae).. 263

J.-P. Reduron. — La morphologie florale des espèces françaises de *Peucedanum* (Umbelliferae) en liaison avec leur écologie et leur palynologie........... 279

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, n° 3 : 227-261.

Un cas particulier de zones dénudées dans les mangroves d'Afrique de l'Ouest : celles dues à l'extraction de sel

par Guilhan Paradis *

Résumé. — En climat à longue saison sèche, les mangroves présentent des zones nues dues aux remontées de sel par capillarité. Mais au Bénin, en climat subéquatorial sec, les zones nues sont de création anthropique pour l'extraction de terre salée, en vue de la fabrication de sel. En beaucoup de pays d'Afrique occidentale cette extraction se pratique aujourd'hui et a été importante au cours des siècles depuis le Moyen Age. Il est probable que c'est elle qui, en climat relativement humide (Sierra Leone, Ghana, Guinée), a provoqué la formation des zones nues. En climat plus sec (Casamance, Gambie), cette extraction a pu favoriser l'agrandissement des zones nues.

Abstract. — *A special case of denuded areas in the mangrove swamps of West Africa : those due to salt extraction.* — In climate with a long dry season, the mangrove swamps exhibit bare flats due to raising of salt by capillarity. But in Bénin, in a dry subequatorial climate, the bare zones are of human creation, because of the extraction of salty soil to make salt. In many countries of West Africa this extraction is done today and has been great since the Middle Ages. Probably it is this extraction in a relatively humid climate (Sierra Leone, Ghana, Guinea) that had caused the formation of denuded areas. In a drier climate (Casamance, Gambia), this extraction might have contributed to the extension of denuded zones.

Introduction

Dans de nombreuses régions du globe subissant une forte saison sèche, les mangroves présentent des aires dénudées (appelées aussi zones nues, tannes, tanns, tans [1], zones sursalées, areas denuded, bare flats, etc.). C'est le cas de plusieurs pays d'Afrique de l'Ouest (Sénégal, Gambie, Sierra Leone, Guinée, Ghana, Bénin). Généralement, ces zones nues sont interprétées par des phénomènes naturels : abaissement de la nappe phréatique et remontée des sels par évaporation en saison sèche, ces deux facteurs détruisant la végétation et provoquant une modification pédologique. Cet article se propose de nuancer cette opinion et de montrer qu'à côté du cas général de ces tannes d'origine naturelle existent en pays un peu moins secs des tannes créés et agrandis par l'extraction de terre salée, c'est-à-dire d'origine anthropique. Ce cas particulier, même s'il est limité à une partie de l'Afrique occidentale, mérite d'être signalé.

* *École Normale Supérieure. 08 B.P. 10 Abidjan, Côte d'Ivoire.*
1. Le terme « tan » signifie « terrains salés » en langue wolof (Villiers, 1954).

Notre travail s'appuie, d'une part, sur une étude du littoral du Bénin où, actuellement, se voit la création des aires dénudées et, d'autre part, sur l'analyse des descriptions des tannes de plusieurs contrées d'Afrique de l'Ouest, où une interprétation anthropique nous paraît possible.

La première partie rappelle la description et les mécanismes de formation des tannes d'origine naturelle. La deuxième partie décrit les paysages du Bénin en rapport avec l'extraction de sel. La dernière partie est une discussion de l'action anthropique possible sur des aires nues de plusieurs pays d'Afrique de l'Ouest. Enfin la conclusion cherche à situer ces aires dans l'écologie littorale de l'Afrique occidentale, en rapport avec les variations récentes du niveau marin, les divers climats et l'emprise humaine (surtout passée) sur le milieu.

I. RAPPEL DU CAS GÉNÉRAL : LES ZONES NUES D'ORIGINE NATURELLE

A. — Ailleurs qu'en Afrique occidentale

De nombreux chercheurs ont décrit des zones nues en arrière des mangroves de plusieurs pays du monde à climat sec. Elles correspondent aux zones 3 (inondée aux grandes marées d'équinoxe) et 4 (zone des sols salés) de Kiener (1978).

En Afrique de l'Est, Walter & Steiner (1936) ont noté que l'évaporation concentrait les sels en saison sèche et que les pluies lessivaient le sol à d'autres périodes de l'année : ni les halophytes, ni les glycophytes ne peuvent supporter de telles conditions.

Fosberg (1961) a observé des zones nues au Queensland (8 mois secs), en Équateur (8 mois secs), au Salvador (6 mois secs) et au Honduras (5 mois secs). Toutes ces contrées ont un climat sec (moins de 1 000 mm) ou saisonnièrement sec (plusieurs mois sans pluie) et subissent une grande amplitude de marée (plus de 2,2 m en moyenne). La végétation de l'arrière-pays est décidue et sclérophylle (forêt claire ou savane).

Pour l'ouest de l'Australie, Thom *et al.* (1975) décrivent aussi, en climat sec et en très forte amplitude de marée, des zones nues (bare flats) très étendues.

En prenant la Nouvelle-Calédonie comme exemple de climat tropical à nuance subaride (1 m de pluie), Baltzer & Lafond (1971), insistent sur l'importance déterminante de la saison sèche, en régime de faible amplitude de marée (1,7 m en moyenne). La zonation végétale, en rapport avec la topographie, reflète l'évaporation de la nappe phréatique. Depuis le lagon jusqu'à la savane non halophile, on trouve : une ceinture à *Rhizophora mucronata*, une à *Avicennia officinalis*, une à *Salicornia australis*, une zone à voile algaire et une zone nue (Baltzer, 1969).

A Madagascar, Salomon (1978) indique qu'il a pu rouler en Land Rover sur des kilomètres de vases nues, couvertes d'une fine pellicule de sels remontés par capillarité.

Chapman (1976 : 11) a aussi noté que dans les zones rarement inondées, l'élévation de la concentration en sels rend impossible la vie des palétuviers et autres halophytes.

B. — En Afrique occidentale

Grâce au climat à longue saison sèche (cf. tabl. I) et malgré la faible amplitude des marées, c'est au Sénégal et en Gambie qu'abondent les zones nues d'origine naturelle.

1. Sénégal

Gruvel (1908 : 226) a signalé les « thanns » ou salines naturelles du Siné-Saloum et Mauny (1961 : 324 ; fig. 66) a insisté sur le recueil des sels dans celles-ci depuis le Cap Tiniris jusqu'à la Guinée-Bissau.

Région du Siné-Saloum et du Bao Bolon

Adam (1958 : 516 ; fig. 2 et 3 ; pl. II) a étudié pour le Siné-Saloum la végétation entourant les tannes : ceintures à *Sesuvium portulacastrum*, *Philoxerus vermicularis*, *Sporobolus virginicus*, *Paspalum vaginatum* avec diverses Cypéracées.

Dans le Bao Bolon, Bonfils & Faure (1961) ont indiqué la présence de zones dénudées. « Sur des points légèrement surélevés (anciens bourrelets) se sont établis quelques *Mitragyna inermis*, souvent entourés d'une prairie basse de *Philoxerus vermicularis*. La partie la plus élevée de ces points hauts est souvent desséchée ; sa surface craquelée ne porte alors aucune végétation : on aboutit au « tan » stérile » (p. 128). Les auteurs indiquent qu'en hivernage les eaux saumâtres de la Gambie remontent le Bolon et s'évaporent durant la saison sèche dans « une suite de cuvettes ».

Dans le delta du Saloum, Sall & Diop (1975) décrivent les tannes comme « des vasières inactuelles pouvant présenter en surface des efflorescences salines » ; en fonction de la topographie et du lessivage des sels, ils distinguent un tanne nu, un tanne herbu et un tanne herbacé. En divers points la mangrove progresse sur les tannes (îles du Gandoul par exemple) ; ailleurs, il y a recul « de certaines vasières consécutif à un défrichement de la mangrove et au dessèchement progressif du climat ». Des accumulations éoliennes de sable fin et de limon « constituent de pseudo-lunettes qui soulignent les bords de certains tannes et empiètent sur les marges de la mangrove ».

Casamance [1]

Les sols de mangrove ont été remarquablement étudiés par Vieillefon (1969, 1977). Cet auteur décrit les tannes de Casamance comme des étendues sans végétation « situées à l'arrière des mangroves, qui ne sont plus atteintes par la submersion quotidienne, sauf aux grandes marées, mais subissent une alternance annuelle d'inondation et d'assèchement, que favorise le climat tropical alterné, saison sèche et saison des pluies étant nettement tranchées » (1969 : 117). Vieillefon pense que c'est l'alternance seulement annuelle qui est le principal responsable de la formation des tannes, à cause d'une déshydratation et d'un tassement irréversible, avec concentration des sels en surface. « Les *Avicennia* ne peuvent résister à ces conditions et leur disparition accentue encore l'évaporation » (p. 123).

1. Après la rédaction de cet article nous avons eu connaissance de l'étude de Marius, C. (1976), Effets de la sécheresse sur l'évolution des sols de mangrove. Casamance, Gambie. ORSTOM, Dakar, 79 p., 22 fig.

La nappe phréatique s'abaisse fortement dans les tannes. A cause de la disparition de la végétation, il y a diminution de la matière organique et cela concourt au tassement et à la déshydratation. « Au cours de la saison des pluies, la submersion des tannes est quasi totale et permanente. En saison sèche, sécheresse et sursalure donnent à la surface du sol une structure poudreuse qui est favorable à la déflation éolienne et à la formation de lunettes » (p. 125).

L'auteur distingue sept zones de végétation, dont la cinquième et la sixième ressemblent à ce qui s'observe au Bénin près de Gbéhoué :

— 5e. Frange souvent interrompue d'*Avicennia* avec une strate herbacée à *Sporobolus robustus* et *Sesuvium portulacastrum*.

— 6e. Zone dénudée, à surface boueuse ou poudreuse suivant les saisons, avec de rares *Philoxerus vermicularis*.

— 7e. Zone herbeuse à *Eleocharis* spp. (tanne herbacé).

La végétation de la lunette « présente un aspect particulier. Les parties basses sont couvertes de *Paspalum vaginatum* et les parties hautes portent une végétation inhabituelle au milieu de la mangrove, puisque constituée de *Phœnix reclinata*, de *Spondias mombin*, de *Stereospermum kuntianum*, parfois même d'*Adansonia* avec au-dessous un igname sauvage ».

2. Gambie

De même, la Gambie, dont le climat est voisin de celui de la Basse Casamance (Aubréville, 1950), présente des aires dénudées décrites par Giglioli & Thornton (1965). « The mud flats are slightly more elevate (6-12 in.) than the surrounding mangrove areas, and are usually entirely without vegetation, because they are continuously dessicated during the long dry season, and their soils contain high concentrations of soluble salts » (p. 85). « Where the mud flats are low enough to receive periodic flooding during the dry season from the high spring tides, they often, but not always, support perennial lawns of *Sesuvium portulacastrum* and more rarely, at the end of the rains, seasonal lawns of *Heleocharis* spp. sedges, and beds of *Paspalum vaginatum* are restricted to narrow strips along the landward edge of the swamps » (p. 86). « From February to May, a salty crust, hard enough to support a motor car, is formed above the water-table, which falls during this period to 2-4 ft below the surface » (p. 86). Avant le commencement des pluies il y a hydratation de la croûte, remontée de la nappe par baisse de l'évaporation ; la marée inonde les zones nues et cette inondation sera permanente à la fin des pluies. Durant la saison sèche le vent N-E crée de petites dunes. « If undisturbed these dunes grow slowly over the years to form small islands or tans. Growth and emergence of a tan above the surrounding saline swamp is associated with a plant succession starting with *Sesuvium*. This is late replaced by *Paspalum*, and eventually the low tree *Mitragyna inermis* becomes established. In the final phase of its evolution a tan is an island, relatively free of salt in its upper layer, owing to repeated leaching by rain » (p. 86).

On peut remarquer que les auteurs emploient le terme « tan » à la place du terme « lunette » de Vieillefon. On verra qu'au Bénin se trouvent aussi des *Mitragyna inermis*, mais là notre interprétation est différente.

C. — Remarque sur la genèse des zones nues

Puisque les zones nues du monde entier ont été enforestées auparavant (ce sont des « aires dénudées »), leur genèse doit faire intervenir, à côté du climat, la régression récente postérieure à un niveau marin plus haut. Ce haut niveau peut être Nouakchottien (= Flandrien) pour le Sénégal (Casamance exceptée) ou plus récent pour la Gambie et la Casamance (cf. Faure *et al.*, 1974 ; Faure, 1975 ; Tricart, 1978). Perthuisot (1975) a insisté sur cette régression récente pour expliquer, avec d'autres facteurs, la genèse des sebkhas paraliques des plaines supratidales.

Mais en climat plus humide, un phénomène anthropique peut être à l'origine des zones nues, comme au Bénin.

II. CAS DU BÉNIN : CRÉATION ANTHROPIQUE DE ZONES DÉNUDÉES (TANNES) PAR EXTRACTION DE SEL

A. — Schéma proposé pour la mise en place de la végétation côtière du Bénin

Le Bas-Bénin, qui subit un régime de faible amplitude de marée et un climat subéquatorial sec avec un gradient décroissant de pluviométrie d'est en ouest (1 350 mm à Cotonou, 1 180 mm à Ouidah, 920 mm à Grand Popo), présente une grande variété de formations végétales schématisées sur la figure 1 A. Celle-ci a été établie d'après des études antérieures (Guinko, 1974 ; Paradis, 1975 *a* et *b* ; 1976 *a* et *b* ; Paradis & Adjanohoun, 1974 ; Paradis *et al.*, 1978). L'étude géomorphologique (Guilcher, 1959 ; Tastet, 1975 et 1979), les datations au C 14 de tourbes, charbons et coquillages de l'Holocène récent (Germain, 1975 ; Paradis, 1977, 1978), la répartition et le dynamisme actuels des formations végétales permettent de présenter le schéma suivant de mise en place de la végétation côtière.

1. Ouverture sur la mer, permettant le développement des mangroves dans toutes les basses vallées (tourbes de 5430 BP au sud de Porto Novo et de 5700 BP au nord du lac Ahémé [1]).

2. Régularisation de la ligne de côte avec la formation d'un cordon littoral à rides incurvées visible aujourd'hui d'Ekpé à Djeffa et du cordon de sable jaune (charbon de 2670 BP à Cocotomey, coquillages de Djeffa de 3900 BP [1]). Les lagunes commencent à se remplir de sédiments (coquillages de Djègbamé de 2900 BP, de Bembé de 2670 BP). Pendant cette période, les mangroves ont dû se contracter sur les bords des lagunes en arrière des cordons.

3. Allongement du cours des fleuves littoraux : ils apportent des sédiments silteux jusqu'à proximité de la mer au-dessus des dépôts correspondant aux deux phases précé-

1. Pour les datations, cf. nos études de 1975*a*, 1976*b*, 1977 et 1978.

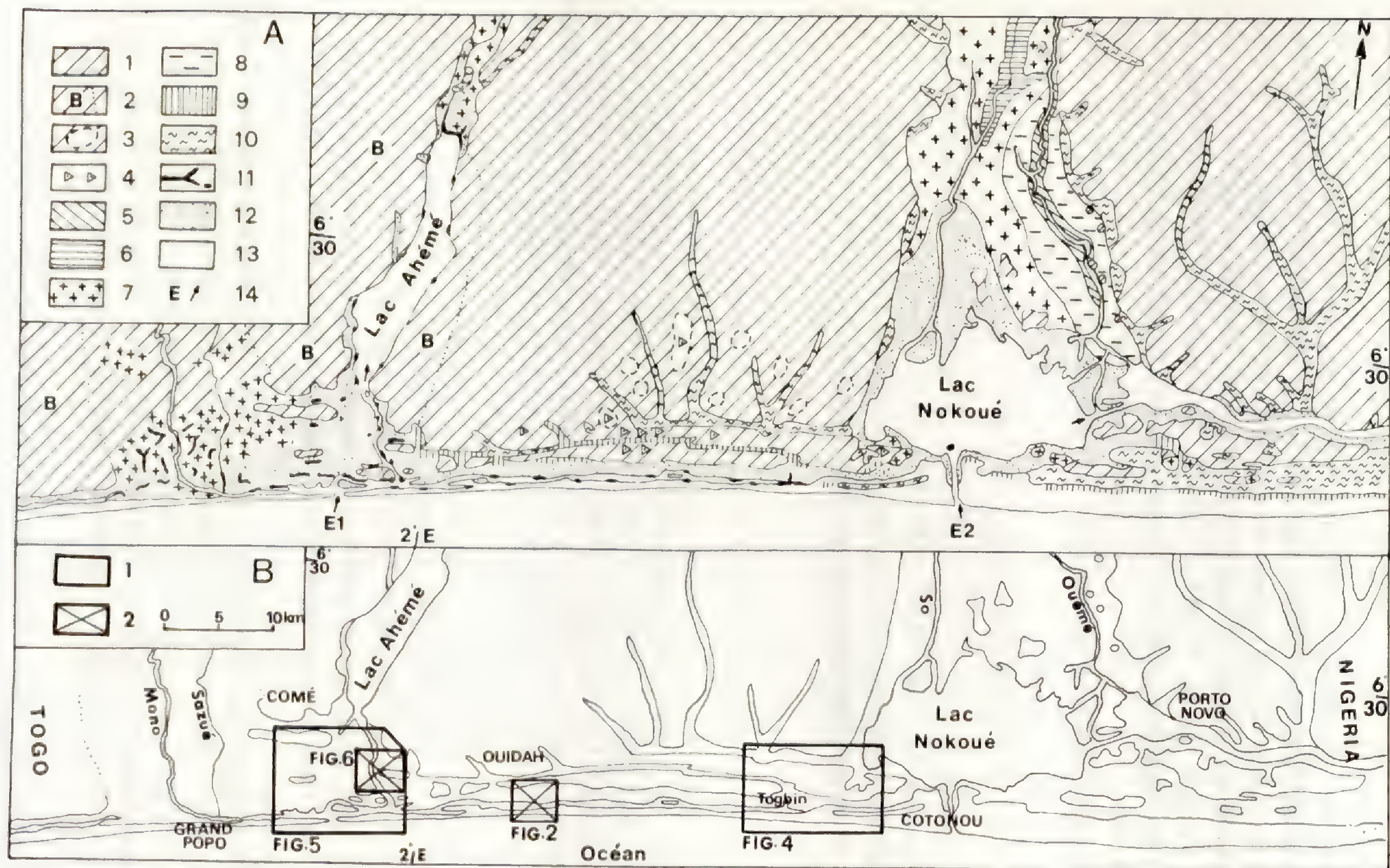


Fig. 1. — A : Carte phytogéographique schématique du Bas-Bénin.

1, formations non hydromorphes (palmeraies à *Elaeis*, forêts denses semi-décidues, jachères à divers stades) ; 2, *idem* mais avec *Adansonia digitata* abondants ; 3, savanes apparemment incluses dans l'ancienne extension de la forêt dense semi-décidue ; 4, forêts claires et savanes à *Lophira lanceolata* ; 5, prairie basse à *Cynodon dactylon* (du bourrelet de berge de l'Ouémé) ; 6, forêt ombrophile riveraine (vallée de l'Ouémé) ; 7, savanes à *Mitragyna inermis* et *Andropogon gayanus* ; 8, prairie moyenne à *Echinochloa pyramidalis* (vallée de l'Ouémé) ; 9, formations périodiquement inondées sur sable littoral (forêt à *Symphonia globulifera*, prairie à *Fuirena umbellata*) ; 10, forêt marécageuse d'eau douce (à *Ficus congensis* et autres espèces) et formations dégradées (à *Typha*, à *Cyrtosperma*, à *Cyclosorus striatus*...) ; 11, mangrove ; 12, prairie basse à *Paspalum vaginatum* ; 13, végétation sur sable de bord de mer (pelouse littorale, fourré littoral, cocoteraies...) ; 14, entrées d'eau salée (les flèches indiquent la pénétration d'eau salée dans le lac Ahémé et la lagune de Porto Novo).

B : Localisation des figures 2, 4, 5 et 6 (1, d'après les cartes topographiques au 1/50 000e ; 2, d'après les photos aériennes au 1/20 000e).

dentes. Leur estuaire devait se trouver près de l'emplacement de Lagos au Nigéria, car de Cotonou à cette ville existe un large cordon à rides parallèles (Paradis, 1977), formé de 560 av. J.-C. à 500 ap. J.-C. environ. Dans les basses plaines d'inondation de ces fleuves ont dû prospérer les *Mitragyna inermis* [1] et les espèces riveraines fluviatiles, dont les stations actuelles disjointes (fig. 1 A) sont les témoins d'une vraisemblable continuité passée. Sur le sable jaune se sont étendus les *Lophira lanceolata* et sur les parties hautes des îlots sableux de la vallée du Kouffo au nord du lac Ahémé devait s'étendre la flore des savanes.

4. Ouverture (par des rejeux néotectoniques ?) des plans d'eau des lacs Ahémé et Nokoué et modifications des tracés côtiers de certains fleuves : une pénétration d'eau salée a sans doute envahi le cours de ces fleuves (petite transgression) et favorisé le développement des coquillages de Kpodji (970 BP), de Djassin (640 BP), puis l'extension des palétuviers et des *Acrostichum aureum* dans toutes les dépressions du Bas-Bénin. Ainsi les palétuviers ont pu remonter en forêt-galerie dans les affluents du Mono, de la Sazué et jusqu'au nord du lac Ahémé (le long du bas Kouffo). Ils ont dû aussi occuper toute la dépression au nord du cordon littoral de Grand Popo à Cotonou. L'âge de la base de la tourbe de Togbin (870 BP) peut donner un ordre de grandeur de cette petite transgression (à corréler avec la deuxième partie du sub-Atlantique d'Europe).

5. Ultérieurement, une petite régression a permis l'extension des forêts marécageuses à *Ficus congensis* dans le cours abandonné des fleuves, de Cotonou au Nigéria, dans le lac Nokoué et la lagune de Porto Novo. Sans doute la plus forte pluviométrie (1 300 à 1 400 mm) du Bas-Bénin oriental a favorisé cette extension par un dessalement rapide. Dans les méandres abandonnés s'installent des *Typha australis*. Les mangroves ne progressent plus et tendent à se contracter sur leurs limites.

La répartition des formations végétales est, nous semble-t-il, interprétable en fonction des divers épisodes micro-transgressifs et micro-régressifs et leurs conséquences (avancée d'eau salée ou sédimentation par les fleuves très au sud). Certes, chaque espèce dépend pour sa progression de ses propres moyens de dispersion. Mais ce sont les tendances évolutives du milieu, dépendant des modifications géomorphologiques de l'Holocène récent, qui sont le facteur principal, conditionnant avec le climat les caractères hydrologiques des divers habitats.

Dans ce cadre (climat relativement sec, faible amplitude de marée, époque de régression), l'homme intervient.

B. — L'action humaine : l'extraction de terre salée et l'obtention du sel par ébullition

Rappelons que cette pratique consiste à enlever la végétation et le sol sous-jacent avec sa matière organique, puis à extraire en saison sèche la surface de la terre salée située au-dessous du sol. La terre est lessivée dans des paniers puis le filtrat est porté à ébullition (Grivot, 1944 ; Pales, 1950). Actuellement, de nombreux villages font du sel de cette façon, soit sur les lieux d'extraction de la terre (sud de Ouidah), soit après avoir emporté

1. Pour la nomenclature des végétaux, nous suivons Hutchinson *et al.*, Flora of West Tropical Africa, 2e ed., sauf pour *Avicennia*, ici nommé *Avicennia germinans* L.

la terre au village (de Gbéhoué à Grand Popo) (cf. cartes *in* Paradis & Adjanohoun, 1974 ; Rivallain, 1980). Dans notre note de 1974 nous avons montré que les différentes opérations d'extraction avaient :

— causé la destruction de nombreux palétuviers (pour l'ébullition du filtrat et la construction des paniers de lessivage) ;

— facilité leur remplacement par des espèces herbacées halophiles et héliophiles à rapide propagation végétative (*Sesuvium portulacastrum*, *Philoxerus vermicularis*, *Paspalum vaginatum* et, dans une moindre mesure, *Acrostichum aureum*) ;

— modifié la géomorphologie d'une part en enlevant l'humus et en créant des plages dénudées [1], qu'on peut appeler « tannes », occupées par des mares en saison des pluies, car le piétinement, dû aux travaux de raclage de la surface, tasse le sol ; d'autre part en élevant des buttes par les rejets de la terre des paniers après son lessivage.

L'ancienneté de l'extraction de sel est prouvée au Bénin par des textes du xvii[e] et xviii[e] siècle (Dapper, 1686, et surtout Snelgrave, 1734, qui insiste sur l'importance de cette fabrication).

C. — Paysages du Bénin en rapport avec l'extraction de sel

Nous présentons dans cet article trois régions du Bénin, localisées sur la figure 1 B. Elles diffèrent par leur pluviométrie annuelle (tabl. I) et la durée de la saison sèche. Mais, dans chacune d'elles, c'est l'extraction de terre salée qui est responsable de la création de zones nues et de la secondarisation du milieu.

1. **Sud de Ouidah** (**Bénin**) : 1 187 mm de pluie et 4 mois consécutifs avec moins de 50 mm.

La figure 2 est la carte de la végétation établie d'après des photos aériennes. On y remarque la grande extension de la prairie à *Paspalum vaginatum* de part et d'autre de la lagune qui n'est, elle-même, bordée que par quelques *Rhizophora racemosa*. La présence de pieds d'*Avicennia germinans* dans la prairie à *P. vaginatum* (pl. I, 1) prouve que celle-ci n'est pas un climax édaphique mais une formation de substitution, s'installant après la destruction anthropique des palétuviers [2].

De nombreuses aires d'extraction de terre salée existent dans cette prairie à proximité de la lagune. C'est l'enlèvement de la végétation et les divers travaux qui créent les parties dénudées (pl. I, 2, 3). Lorsqu'on abandonne en un endroit l'extraction de sel pendant plusieurs années, le sol nu est colonisé par la végétation herbacée. *P. vaginatum* l'envahit ainsi que quelques autres espèces quantitativement négligeables : *Cyperus articulatus*,

1. La présence de zones dénudées aussi bas en latitude que le Bénin ne justifie pas la supposition de Giglioli & Thornton (1965 : 84) qui pensent qu'au sud de la Guinée-Bissau et de l'isarithme 1 500 mm, les aires dénudées sont remplacées par des prairies à *P. vaginatum*.

2. Comme Thom (1967 : 333) l'a bien noté : « The self-maintenance of mangrove species in their preferred habitats continues until there is a critical change in habitat characteristics to induce vegetational change ». Ici dans la prairie à *P. vaginatum*, les *Avicennia* ne montrent aucun signe de décrépitude, ce qui prouve bien qu'il n'y a aucune cause naturelle à leur disparition.

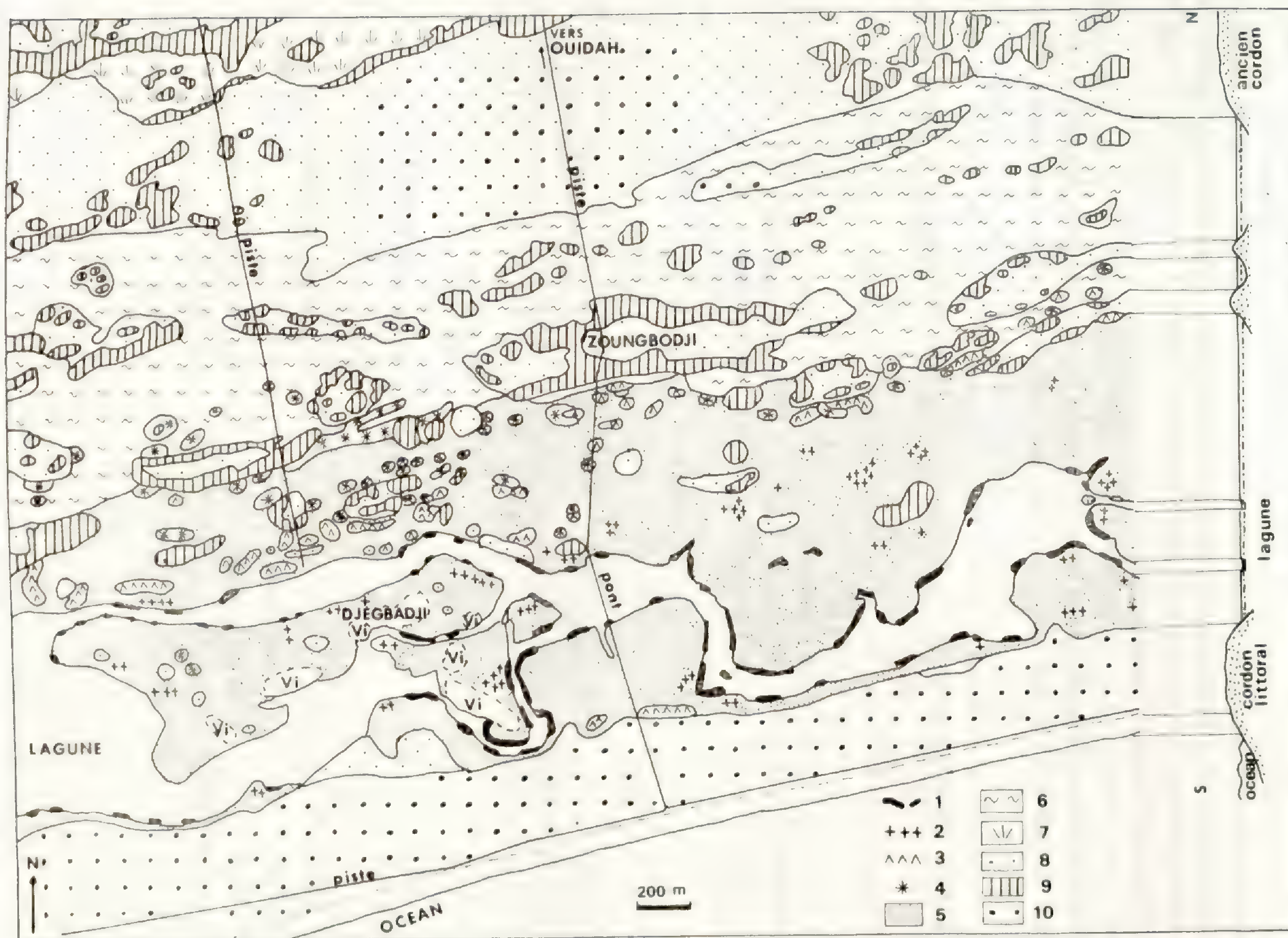


Fig. 2. — Carte de la végétation au sud de Ouidah, Bénin
(calque des photos aériennes n^os^ 67-68 de la Mission AOF 003-200).

1, *Rhizophora racemosa* ; 2, *Avicennia germinans* ; 3, *Acrostichum aureum* (fourrés) ; 4, *Phoenix reclinata* (fourrés et bosquets) ; 5, prairie à *Paspalum vaginatum* ; 6, prairie à *Fuirena umbellata* sur terrain sablo-argileux ; 7, prairie inondable sur argile ; 8, formation basse sur sable non (ou peu) hydromorphe (à *Ctenium newtoni*, *Cyperus margaritaceus*...) ; 9, bosquets et fourrés à *Elaeis* ; 10, cocoteraies.

Hyptis lanceolata, Fimbristylis ferruginea, Bacopa crenata, Pycreus polystachyos, Pentodon pentandrus, Torenia thouarsii. D'autres végétaux constituant des fourrés peuvent s'installer parmi les *P. vaginatum* : *Acrostichum aureum, Phœnix reclinata, Drepanocarpus lunatus, Dalbergia ecastaphyllum.* Et si l'eau à certains moments de l'année apporte leurs fruits, des *Avicennia* pourront s'y réimplanter. En 1977, nous avons relevé dans des zones d'extraction de terre salée, à l'est du pont, quelques touffes de *Sesuvium portulacastrum* et de *Philoxerus vermicularis.* Il sera intéressant de suivre à l'avenir l'évolution de la concurrence entre ces deux espèces et *P. vaginatum.*

Du côté nord (vers Zoungbodji), la prairie à *P. vaginatum* passe à une prairie sur sol non salé à *Fuirena umbellata, Rhynchospora holoschoenoides, C. articulatus, Eleocharis dulcis, E. mutata, Pycreus mundtii, P. polystachyos, Axonopus flexuosus, Panicum repens, Paspalum conjugatum, Alternanthera sessilis, Aniseia martinicensis, Cyrtosperma senegalense...* Il est vraisemblable que le dessalement naturel est le responsable de ce milieu et de sa végétation (et on doit remarquer qu'il n'y a pas de zones dénudées).

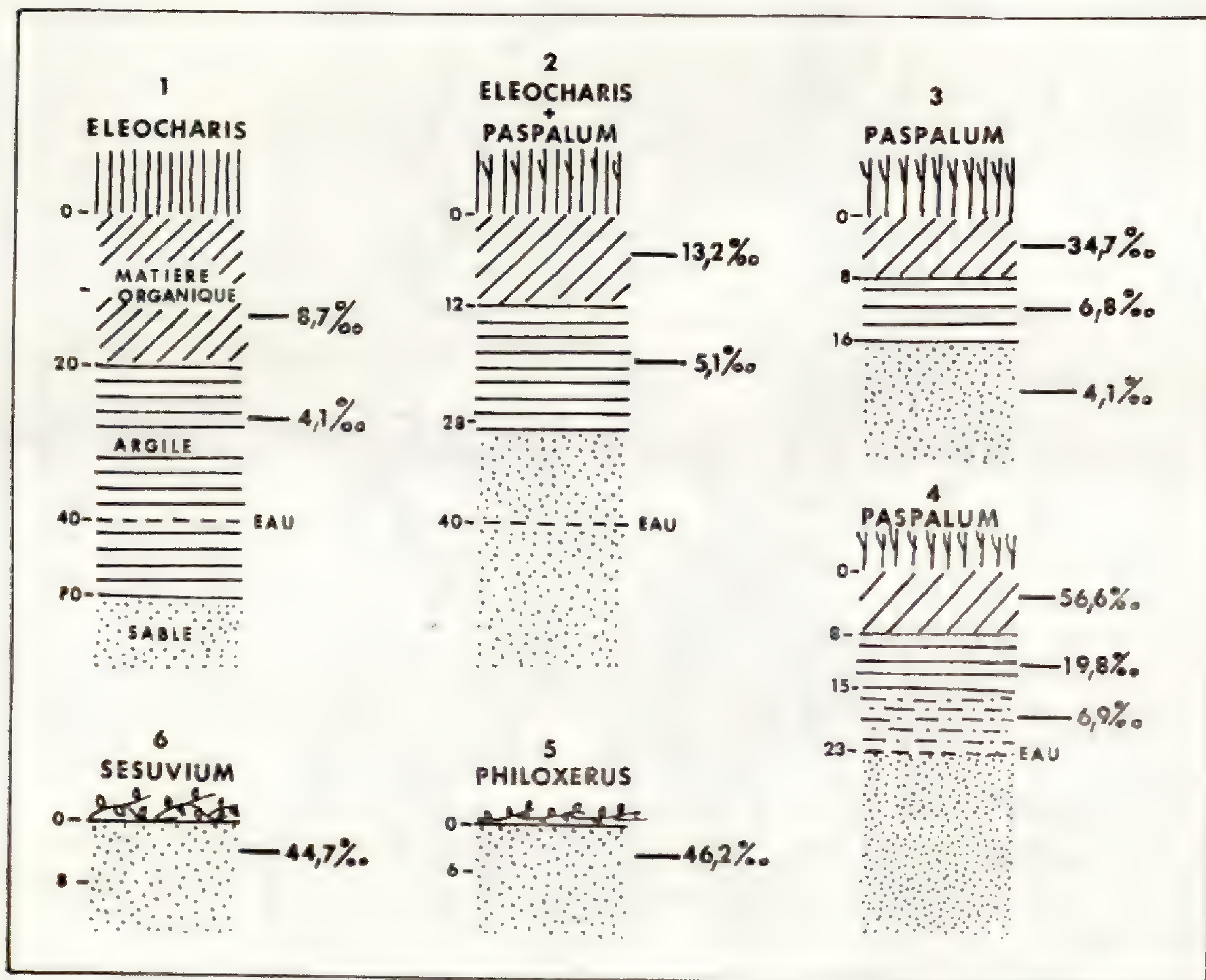


Fig. 3. — Teneurs en NaCl (en grammes pour mille) de quelques sols au sud de Ouidah, Bénin. (Analyses effectuées par M^me^ Fakambi, Université de Cotonou.)

1, sous *Eleocharis* spp., du côté ouest de la piste (mare asséchée en saison sèche : eau à 40 cm lors du prélèvement des échantillons) ; 2, sous un mélange *Paspalum vaginatum* et *Eleocharis* spp., à proximité de 1 ; 3, sous *P. vaginatum,* à 10 m de 2 ; 4, sous *P. vaginatum,* près des exploitations de sel du côté est de la piste ; 5, sous *Philoxerus vermicularis* (et près d'un pied d'*Avicennia*), dans une zone où du sel a été extrait ; 6, sous *Sesuvium portulacastrum,* près de 5.

Dans la prairie à *P. vaginatum* se trouvent des mares de 5 à 20 mètres de diamètre à *Eleocharis dulcis* et *E. mutata* avec *Nymphaea maculata.* En saison sèche, ces dépressions sont asséchées et les *Eleocharis* forment un « matelas » de 80 cm à 1,10 m de haut aux chaumes secs très densément serrés. Nous n'avons pu élucider l'origine de ces dépressions. S'agit-il d'anciennes mares formées sur des zones d'extraction abandonnées depuis très longtemps ?

La figure 3 indique les teneurs en NaCl du sol en fin de saison sèche sous les dépressions à *Eleocharis*, la prairie à *P. vaginatum* et dans les zones dénudées en voie de recolonisation par *S. portulacastrum* et *P. vermicularis.* On voit que les zones à *Eleocharis* sont faiblement salées.

Les monticules dus aux rejets de la terre des paniers après son lessivage sont occupés par *Eragrostis namaquensis, Mariscus ligularis, Vetiveria nigritana* et *Scoparia dulcis.* Il semble probable qu'avec le temps des *Phœnix reclinata* et divers arbustes s'y installent.

2. **Togbin** (**Bénin**) : 1 300 mm de pluie et 3 mois consécutifs avec moins de 50 mm.

C'est dans les environs de Togbin, situé à l'extrémité orientale de la mangrove du Bénin (fig. 4), que paraît avoir été situé Jacquin, où d'après SNELGRAVE (1734), de grandes quantités de sel étaient produites au début du XVIII^e siècle. Et déjà au XVII^e siècle DAPPER (1686 : 30, 304, 306) avait noté l'importance de cette extraction.

Depuis 1976, avec l'incitation à la production par le gouvernement béninois, l'extraction de sel a fortement repris (pl. II). Il est quasi certain que les palétuviers, pourtant déjà réduits en nombre et en biomasse, vont subir de très lourdes pertes et seront remplacés par des fourrés à *Drepanocarpus lunatus*, à *Dalbergia ecastaphyllum* (PARADIS, 1979), des zones dénudées et la prairie à *P. vaginatum.*

Jusqu'à présent on n'a pas trouvé ici *S. portulacastrum* ; mais avec le relais du sud de Ouidah, on doit s'attendre à ce que cette espèce hydrochore et thalassochore augmente son aire de répartition à l'ensemble des zones d'extraction de sel du pourtour de la lagune côtière.

3. **Région comprise entre la lagune, l'Aho et le sable de Gbéhoué Péda** (**Bénin**) : 927 mm de pluie et 4 mois consécutifs avec moins de 50 mm.

Cette région, la plus sèche du Bas-Bénin (tabl. I), est caractérisée (fig. 5 et 6 ; pl. III et IV) par :

— la faible étendue des palétuviers ;

— la grande extension des pelouses à *S. portulacastrum* et *P. vermicularis* ainsi que celles des zones nues d'extraction de sel, certaines occupées par des mares en saison des pluies ;

— les vastes étendues de la prairie à *P. vaginatum*, nommée « schorre » par GUILCHER (1959).

Entre Gbéhoué Péda, Azévi-Kondji et l'Aho, de nombreuses zones nues montrent bien la recolonisation par les herbacées (pl. III, 9 ; pl. IV). En plus des témoignages oraux de l'origine secondaire des zones dénudées, on voit en quelques points des pieds d'*Avicennia* (petits mais âgés pour la plupart) au milieu des *P. vaginatum* (pl. III, 7) ou des *S. por-*

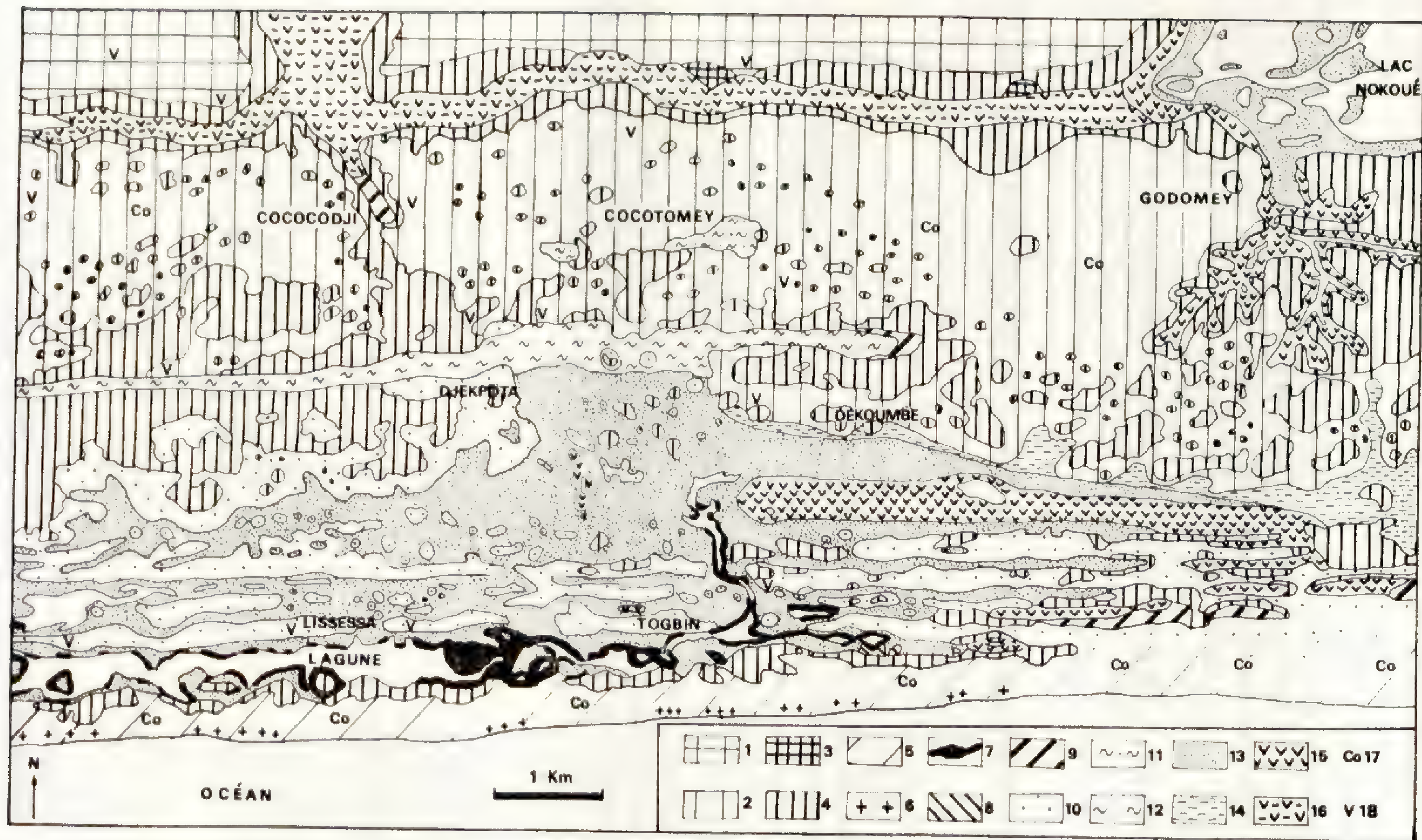


Fig. 4. — Carte schématique de la végétation aux environs de Togbin, Bénin.

1, végétation dégradée et culturale sur terre de barre ; 2, *idem* sur sable jaune ; 3, îlots de forêt dense semi-décidue ; 4, palmeraie naturelle à *Elaeis* ; 5, végétation dégradée et culturale sur le sable littoral ; 6, lambeaux de fourré littoral ; 7, palétuviers ; 8, fourré à *Dalbergia ecastaphyllum* et *Drepanocarpus lunatus* ; 9, forêts marécageuses d'eau douce ; 10, savane herbeuse sur sable peu hydromorphe (à *Ctenium newtoni*, *Schizachyrium sanguineum*) ; 11, fourré hydromorphe à *Dissotis segregata* ; 12, prairie à *Fuirena umbellata* et *Eleocharis* spp. ; 13, prairie à *Paspalum vaginatum* ; 14, prairie périodiquement inondée à *Vetiveria nigritana* ; 15, prairie à *Typha australis* ; 16, formation mixte à *Typha* et forbes (*Cyclosorus striatus*, *Cyrtosperma*...) ; 17, cocoteraies ; 18, villages.

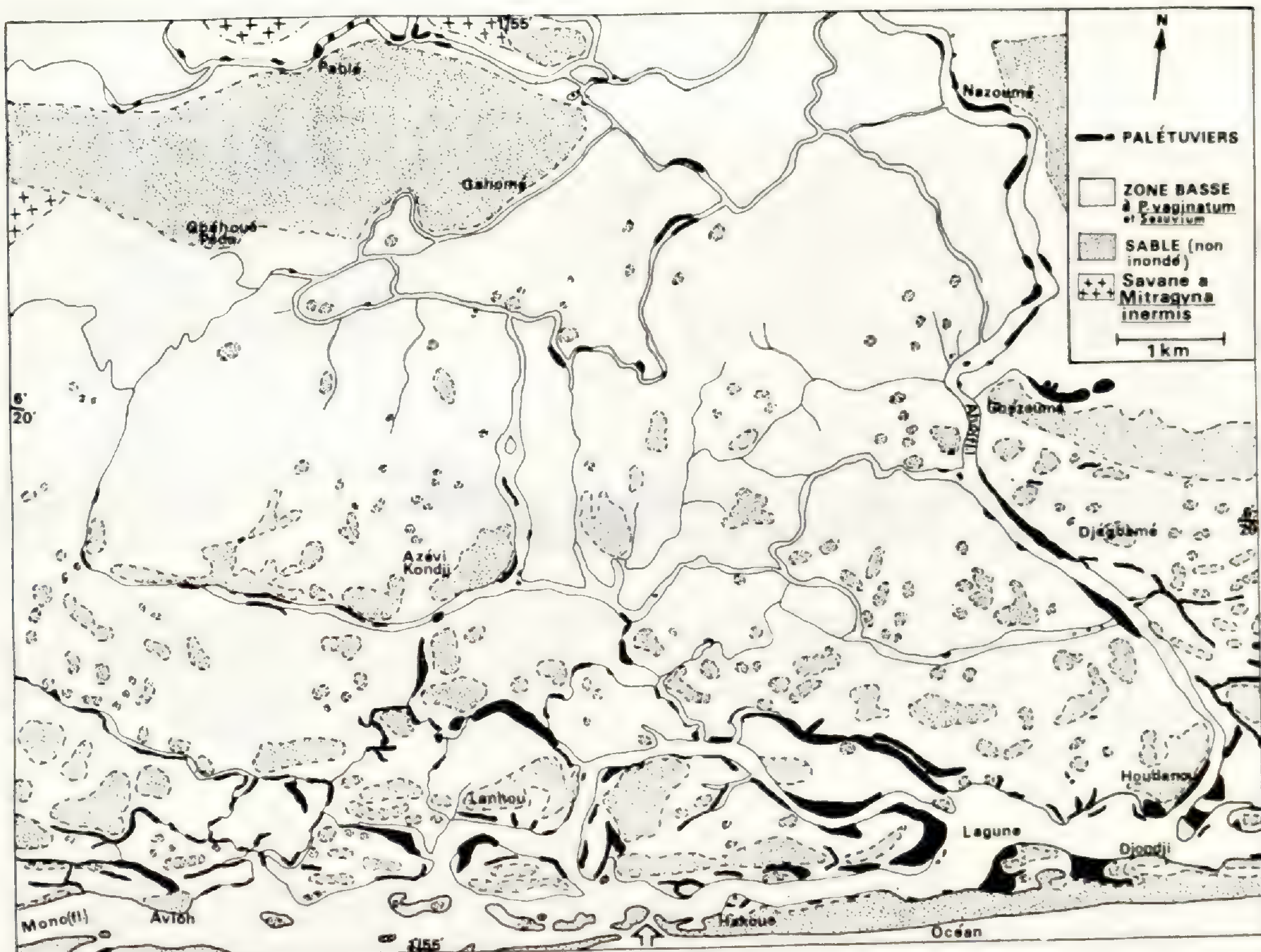


Fig. 5. — Extension réduite des palétuviers dans l'ouest du Bas-Bénin (la flèche indique l'embouchure, fermée une partie de l'année).

tulacastrum (pl. III, 9 ; pl. IV, 12). C'est près de l'eau des chenaux ou des canaux creusés que subsistent le plus d'*Avicennia*, ce qui est normal car obéissant au fait général que plus un milieu est humide plus lentement l'homme en modifie la végétation (cas des forêts des talwegs de montagnes, cas de certaines forêts-galeries des pays de savane).

Des buttes sableuses parsèment les zones basses. Les plus étendues sont des restes de cordons littoraux démantelés (Guilcher, 1959) et les plus petites sont les rejets de terre lessivée après usage. Leur végétation est variée : *Borassus aethiopum*, *Phœnix reclinata*, *Fagara zanthoxyloides*, *Newbouldia laevis*, *Uvaria chamae*, *Byrsocarpus coccineus*, *Lantana camara*, *Hibiscus tiliaceus*, *Triumfetta rhomboidea*, *Grewia mollis*, *Sansevieria liberica*, *Portulaca oleracea*, *Talinum triangulare*, *Sporobolus pyramidalis*, *Mariscus alternifolius*, *Asystasia gangetica*, *Commelina erecta*, *Scoparia dulcis*, *Imperata cylindrica*, *Vetiveria nigritana*. Sur quelques grands îlots sableux poussent aussi des *Adansonia digitata*.

Au sud-ouest de Gbéhoué, les *P. vaginatum* passent à des savanes à *Mitragyna inermis*, bien représentées à proximité des cours d'eau Sazué et Mono (fig. 1, A). Nulle part nous n'avons observé une progression de ces savanes sur les *P. vaginatum*. Les deux for-



Fig. 6. — Carte de la végétation à proximité de l'Aho
(calque de la photo aérienne n° 59 de la Mission AOF 003-200, 54-55).

1, eau libre de l'Aho et de ses émissaires en fin de saison sèche (basses eaux) ; 2, zones vaseuses inondées saisonnièrement en bordure de l'Aho ; 3, zones nues d'extraction de sel ; 4, prairie basse halophile (à *Paspalum vaginatum* surtout) ; 5, *Rhizophora racemosa* ; 6, *Avicennia germinans* ; 7, prairie à *Fuirena umbellata*, *Eleocharis* spp. et *Cyperus articulatus* ; 8, formation mixte à *Cyperus papyrus*, *Cyclosorus striatus*... ; 9, palmeraie naturelle à *Elaeis* (ou) et *Phoenix reclinata* et savane herbeuse (à *Ctenium newtoni*) sur sable non inondable ; 10, fourré marécageux dégradé (à *Raphia* sp., *Alchornea cordifolia*, *Ficus congensis*...) ; 11, villages.

mations sont sur des sols chimiquement différents et celle à *M. inermis* est à un niveau un peu plus haut.

Des mesures de la teneur en NaCl en fin de saison sèche au sud de Gbéhoué ont donné [1] :

— sous *P. vaginatum*, près de l'eau entre 0 et 10 cm : 24,8 ‰, et entre 10 et 20 cm : 14,5 ‰ ;

— sous *S. portulacastrum*, entre 0 et 3 cm : 60,5 ‰ ;

— dans une aire dénudée : 24,5 ‰ ;

— sous *S. portulacastrum*, entre 0 et 5 cm : 33,7 ‰, et entre 5 et 15 cm dans de l'argile : 21 ‰.

Plus au sud, entre les villages de Lanhou et d'Avloh, les anciennes aires d'extraction de sel portent au milieu des pelouses à *S. portulacastrum* et *P. vermicularis* des pieds d'*Avicennia* rabougris (car abîmés par des coupes fréquentes) et des plants relativement jeunes de *Laguncularia racemosa*, dont les fruits ont flotté jusque dans les parties déboisées de la mangrove (Paradis, 1979).

Il semble bien que toutes les parties basses, actuellement soit dénudées soit couvertes de *P. vaginatum* ou de *S. portulacastrum* et *P. vermicularis*, vu le caractère salé de leur sol, étaient jadis occupées par des palétuviers. C'était sans doute ici, à cause de la proximité de l'embouchure, qu'avant sa destruction par l'homme, la mangrove devait être la plus étendue de tout le Bénin. La localisation actuelle des palétuviers au bord de l'eau (fig. 5) résulte de la secondarisation au cours des siècles, la région étant peuplée depuis longtemps. Les pelouses à *S. portulacastrum* et *P. vermicularis* et les prairies à *P. vaginatum* sont l'équivalent sur milieu salé temporairement inondé des savanes herbeuses de l'est du Bénin, substituées à la forêt saisonnièrement inondée par l'eau douce, à *Symphonia globulifera* (Paradis, 1975*a* : 298).

Là, dans cette partie la plus sèche du Bas-Bénin (moins de 950 mm), la destruction de la mangrove sur les points les plus hauts a dû être facile et rapide. En effet, si une forêt d'*Avicennia* est auto-renouvelable (comme cela se voit à Sehou Gbato, au nord du lac Ahémé), des coupes répétées y créent des vides durables et diminuent les possibilités de fructification et de renouvellement, d'autant plus que le milieu s'assèche davantage en saison sèche, la tendance hydrologique générale étant à la régression (cf. *supra*). A cause de la sécheresse qui élève la salure des sols, les tannes sont plus étendus qu'au sud de Ouidah et qu'aux environs de Togbin. Mais leur recolonisation par des plantes herbacées ou par un palétuvier comme *Laguncularia* montre bien que ces zones nues ne sont pas inaptes à porter une végétation. L'évolution de ces zones nues n'est pas irréversible : si la pratique d'extraction de sel cessait, les tannes disparaîtraient progressivement. On ne peut absolument pas les considérer comme de création « naturelle » : c'est ici l'homme qui est à leur origine et les entretient.

1. Analyses aimablement effectuées par Mme F. Fakambi (Université de Cotonou), que nous remercions vivement.

III. DISCUSSION SUR LA POSSIBILITÉ D'UN RÔLE DE L'EXTRACTION DU SEL DANS LA CRÉATION ET L'AGRANDISSEMENT DES ZONES DÉNUDÉES D'AUTRES PAYS D'AFRIQUE OCCIDENTALE

Nous voudrions montrer que pour des pays comme le Ghana, la Sierra Leone, la Guinée et même la Casamance et la Gambie, il n'est pas exclu que certaines zones nues aient été créées ou du moins agrandies par l'homme pour une extraction de terre salée.

En effet, PALES (1950) a relevé dans la plupart de ces pays une extraction de sel par ébullition du même type que celle du Bénin. Ainsi il note (p. 14) : « Au nord du 14e parallèle l'évaporation solaire suffit pour assurer la concentration de l'eau et la cristallisation du sel en saison sèche. Au sud du 14e parallèle, celles-ci sont essentiellement obtenues par ébullition. Exigences climatiques ». De même MAUNY (1961) a insisté sur le rôle du sel et distingue l'extraction par évaporation solaire (depuis Saint-Louis jusqu'au Saloum) de celle par lixiviation des terres salées. Dans ce dernier cas il peut y avoir soit décantation et évaporation solaire (Casamance et Guinée-Bissau) « mais l'état hygrométrique de l'air, même en saison sèche, ne permet qu'un rendement faible », soit ébullition du filtrat « procédé employé à partir de la Casamance et sur toute la côte du golfe de Guinée » (p. 324).

A. — POSSIBILITÉ D'AGRANDISSEMENT DES ZONES NUES PAR L'EXTRACTION DE SEL [1]

1. Gambie

La présence humaine est actuellement importante dans la région de Gambie étudiée par GIGLIOLI & THORNTON (1965), qui notent : « The leached soils in the middle of the island supported rice crops in the rains. During the dry season shallow pits were dug by the villagers in the centre of the tan through the silt overburden to penetrate the clay stratum to a depth of about 2 ft. The clay collected from these pits was removed, carried to the village and used... to make pots » (p. 86). Dans une zone nue, du sel est obtenu par évaporation naturelle (p. 92). Ailleurs (p. 96), les auteurs remarquent le mélange des espèces de palétuviers, interprété généralement comme signe de secondarisation de la mangrove (SCHNELL, 1971).

Ces faits peuvent suggérer qu'en Gambie les zones nues se sont étendues grâce à une extraction de terre salée plus ou moins ancienne.

2. Casamance

Le procédé de filtrage et évaporation par ébullition « est courant en Basse Casamance, partout où les terres des mares et marigots ont une teneur suffisante en sel. Ces terres dont la salinité est entretenue à la faveur des pluies et des marées... sont très répandues. Les

1. Dans une note brève, nous avons émis une opinion moins nuancée (cf. PARADIS, G., 1979, *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison,* 56-57 : 61-65).

terres recueillies, souvent près des habitations, sont placées dans un filtre en palme de rônier, lessivées, et le filtrat recueilli dans un récipient sous-jacent est ensuite porté à ébullition jusqu'à évaporation complète. Le sel cristallisé dépose. J'ai vu employer ce procédé en pays diola, à Kaniobon, près de Bignona. Le sel ainsi obtenu est utilisé dans la cuisine familiale mais sa production est assez importante pour permettre un certain commerce. Il se vend jusqu'à Ziguinchor » (Pales, 1950 : 14).

D'autres descriptions phytogéographiques de la Basse Casamance font penser à de fortes perturbations anthropiques. Ainsi Miège *et al.* (1976 : 463) écrivent : « Suivant leur emplacement, les vasières s'ensablent, se saturent en sel pour former les tannes », « des formations mixtes peuvent se rencontrer. C'est ainsi que les *Rhizophora mangle* peuvent cohabiter avec *Paspalum vaginatum*... qui forme des plaques plus ou moins importantes qui s'infiltrent dans une mangrove clairsemée. La fougère *A. aureum* croît, par place, en touffes plus ou moins volumineuses... La ceinture d'*Avicennia africana* elle-même peut se trouver interrompue ou être associée avec des plantes herbacées telles que *Sesuvium portulacastrum, Philoxerus vermicularis*, etc. ».

Ces faits, joints à l'ancienne occupation humaine de la Casamance (Vieillefon, 1970 ; Linares de Sapir, 1971) nous font supposer qu'une partie des tannes a pu être agrandie, sinon créée, par l'action humaine pour l'extraction de terre salée.

Remarques : Pour la Gambie et la Casamance, deux problèmes géomorphologiques peuvent être soulevés : celui des monticules (« lunettes » de Vieillefon ou « tans » de Giglioli & Thornton) et celui du tassement des zones nues. Comme l'indique Tricart (1978) dans son analyse de la thèse de Vieillefon (1977), « sur les tannes dénudés, la déflation éolienne excave des dépressions à fond plat, bordées d'un bourrelet du côté sous le vent. Le lessivage des sels pendant les pluies permet rapidement la fixation du bourrelet par une végétation non halophile. La cuvette cesse rapidement de s'approfondir car dès qu'elle est légèrement excavée, l'eau y stagne en saison des pluies ». Il ne nous semble pas que les auteurs ayant travaillé en Casamance et en Gambie aient observé directement le rôle du vent : les monticules sont en effet colonisés par une végétation souvent arborée, avec même des *Adansonia digitata*. Le rôle du vent nous paraît être plus une interprétation qu'une observation. Nous pensons que ces monticules sont aussi bien interprétables comme des restes de cordons littoraux ou comme des rejets de terre lessivée. Quant au tassement imperméabilisant les cuvettes, n'est-il pas le signe de travaux d'extraction de terre salée comme au Bénin ? Peut-être la réobservation des zones dénudées de Gambie et de Casamance, en tenant compte du facteur humain et de l'histoire passée de l'écosystème, montrerait-elle des points communs avec celles du Bénin.

B. — Possibilité de création de zones nues par extraction de sel

1. Guinée

Pour la Guinée, Baltzer & Lafond (1971 : 180, fig. 4) indiquent « une auréole sursalée, tan » et dans la légende : « les zones sursalées sont inutilisables et les mangroves sont exploitées pour le chauffage et la production de tanin ». A la page 182 ils écrivent : « vers l'intérieur, les *Avicennia* font place à une bande sursalée dépourvue de végétation et enfin

à une bande couverte de prairie à *Heleocharis* qui forme transition avec les terres non inondables. Les associations herbacées varient quelque peu de l'aval vers l'amont de la zone de mangrove et l'on peut distinguer successivement une zone à *Sesuvium*, une zone à *Philoxerus* et une zone à *Paspalum*, au moins lorsque le développement de la région côtière n'a pas été entravé par des obstacles topographiques ni modifié par des actions humaines ».

Or l'extraction de sel du type de celle du Bénin est connue en Guinée. Pales (1950 : 15) écrit : « Dans la région de Coyah... les sables salés sont lessivés jusqu'à saturation de l'eau de lavage. Cette eau recueillie dans les calebasses est ensuite évaporée par chauffage sur des feux de bois ». De même, Rollet (1975 : 208) note : « D'après Balachowsky, les Mandeni de basse-Guinée (80 km au sud-est de Conakry, à la frontière de la Sierra Leone) lessivent la terre de la mangrove pour extraire le sel... Cette activité est ancienne car il existe des tumulus de terre dessalée ». Il nous paraît ainsi probable que les auréoles sursalées signalées par Baltzer & Lafond ont été causées par ces anciennes extractions de sel.

On peut aussi ajouter qu'en Guinée, dans l'île du Kabak, Jacques-Félix & Chézeau (1960) ont remarqué que sur les défrichements de palétuviers pour établir des rizières il y avait apparition progressive de *Philoxerus vermicularis*, *Sesuvium portulacastrum* et *Paspalum vaginatum*. Ces auteurs ont noté qu'après les défrichements la végétation était lente à s'installer « moins sans doute du fait de la salure que du manque d'ensemencement par les halophytes herbacées », ce qui permet de comprendre la colonisation des aires dénudées par ces trois espèces observée au Bénin.

Notons enfin que Mauny (1961) indique que Fernandes (trad. Monod *et al.*, 1951) signala que les habitants du Rio Grande (en Guinée-Bissau actuelle) portaient leur sel à l'intérieur en pays mandingue pour l'échanger contre de l'or, des esclaves et du riz.

2. Sierra Leone

Gledhill (1963 : 699) a décrit des aires dénudées qui auraient suivi la concentration de pêcheries. *S. portulacastrum* recolonise ces aires. L'auteur estime que l'action humaine n'est pas la seule cause de dénudation. Comme il constate qu'en surface la boue a disparu, il pense à un lessivage naturel et à un transport de sable par le vent. Dans son tableau 1, les valeurs du contenu en humus sont basses dans les aires dénudées (1 %), sous les *Avicennia* (7,7 %) et sous les *Sesuvium* (9,6 %) comparées aux valeurs sous les *Rhizophora* (20,2 %). En plusieurs passages l'auteur insiste sur l'activité humaine dans la région : « the surface has been extensively, and often crudely, exploited with the result that it is now largely occupied by coastal thicket and tree savanna » (p. 694), « *Laguncularia* forms pure stands bordering apparently man-made drainage ditches » (p. 696), « the absence of large trees and the paucity of *R. racemosa* is due to the sandy nature of the soil but also be due in parts to man's activity » (p. 702).

Ces descriptions et le fait que la Sierra Leone n'a pas un climat littoral plus sec que celui de Grand Popo au Bénin (tabl. I) nous laissent penser que les zones nues recolonisées par *Sesuvium* sont d'anciennes aires d'extraction de terre salée. Cela expliquerait l'absence de boue en surface et les faibles teneurs en humus. Les deux photos de l'article de Gledhill montrent un paysage semblable à ce qui se voit au Bénin. De plus, Pales (1950 : 8) signale qu'on extrait du sel dans l'estuaire des Scarcies par lixiviation des terres salées

et ébullition. Et MAUNY (1961) indique que DUARTE PACHECO PEREIRA (1506-1508) a relevé une production de sel par les Boubooes sur la côte de Sierra Leone, ce sel étant échangé contre de l'or au Coya.

C. — CAS DE L'EST DU GHANA

Au Ghana, à notre connaissance, il n'y a pas eu de zones nues de décrites, mais BOUGHEY (1957 : 680) a insisté sur l'abondance des halophytes herbacées : « Usually several channels and pools of open water persist in the closed lagoon throughout the year. *Avicennia* and its associates fringe this open water, as well as the lagoon margins. The dried-out belt of the lagoon between is usually covered by a dense sward of *Sesuvium* mixed to a greater or lesser extend with *Philoxerus* ». Cela peut s'interpréter comme correspondant à d'anciennes aires d'extraction de sel. Actuellement des marais salants existent, mais l'évaporation finale et le séchage du sel s'effectuent par ébullition (CROW, 1952).

BOSMAN (1704 : 308-309, éd. 1967) a décrit quelques types d'extraction de sel à la fin de sa lettre 16 (« Of the manner of boiling their salt »). Il insiste sur la salinité du sol : « the ground being saltish and nitrous, a small quantity of water will make better salt, and that quicker than a great deal ; which renders this place the more fit to produce a great deal of salt in a small time ». Au XVIIIe siècle, les Ashanti avaient des routes du sel partant de la côte (FYNN, 1971). MAUNY (1961) a figuré deux routes : une près de Lomé (Kéta sans doute) et une près d'Accra (cf. sa fig. 66, p. 322).

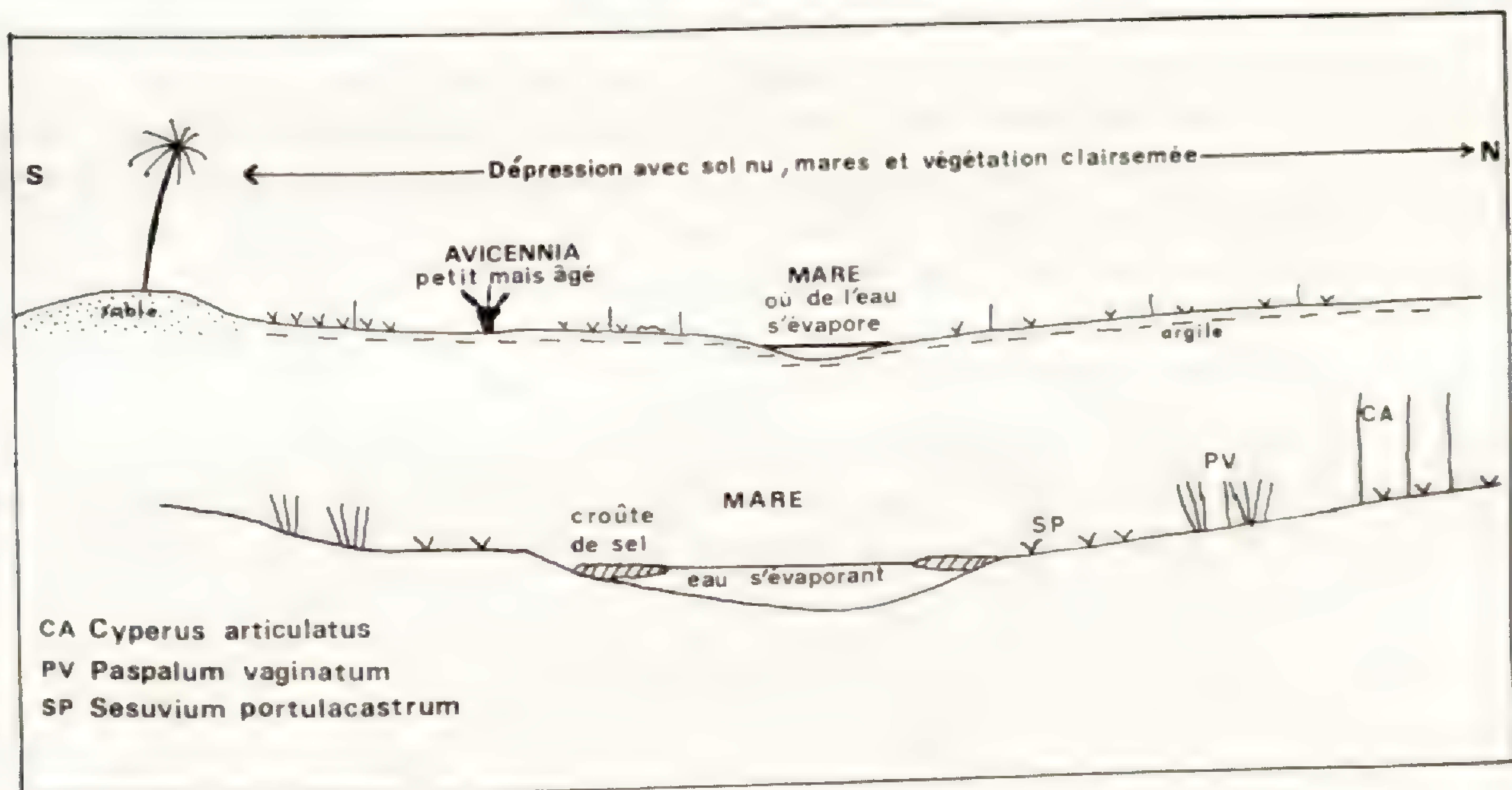


FIG. 7. — Transects schématiques près de Kéta (Ghana).

Personnellement, fin février 1975, dans la dépression en arrière du cordon littoral de Kéta (est du Ghana, près de la frontière du Togo), nous avons vu des zones avec peu de végétation : quelques vieux *Avicennia* très coupés et petits, des touffes de *P. vaginatum* et *S. portulacastrum* (fig. 7 et pl. V, 13 et 14). Du sel y était obtenu par l'évaporation

de l'eau dans des cuvettes de l'argile (pl. V, 15). Un tel paysage paraît dû à une surexploitation ancienne de la mangrove, facilitée par la faible pluviométrie (750 mm environ, tabl. I). Nous pensons qu'ici il n'est plus possible d'extraire le sel de la terre, car le sable argileux a dû être, au cours des siècles, totalement lessivé et retiré. Il reste surtout l'argile plus difficilement lessivable à cause de sa basse perméabilité. De plus, la majorité des arbres ayant été coupée, il se poserait le problème du combustible si l'on voulait faire évaporer le filtrat par ébullition. [Dans l'est du Bénin, aux environs d'Avloh et de Gbéhoué Péda, les paniers de lixiviation sont de moins en moins souvent tressés avec des racines-échasses de *Rhizophora*. Ils sont remplacés par des bassines usagées en aluminium à fond percé. Cela a été interprété par la rareté des palétuviers, leurs racines-échasses étant de préférence conservées pour servir de bois de combustion (Paradis & Adjanohoun, 1974).]

Remarque : Au Togo, sur la bordure du sud de la dépression du Zio, entre le lac Togo et l'aéroport de Lomé, existent des zones dénudées en contact avec des savanes à *Mitragyna inermis* (observation personnelle en 1976). Une étude détaillée de cette région serait à entreprendre.

Conclusion

Ce travail insiste sur la possibilité d'existence de tannes anthropiques par l'extraction de sel actuelle et surtout passée, dans plusieurs pays d'Afrique occidentale. Certes, ces tannes, même s'ils sont nombreux en Afrique de l'Ouest au sud du 14e parallèle, ne sont qu'un cas particulier des zones dénudées qui, en général, comme au Sénégal et dans le reste du monde, sont naturels, dus à des phénomènes uniquement physico-chimiques.

On peut chercher à placer ces divers types de tannes dans l'écologie littorale de l'Afrique occidentale en rapport avec les fluctuations récentes du niveau marin et avec les climats à saison sèche, facteurs qui ont facilité l'emprise humaine sur le milieu.

Les mangroves et les fluctuations récentes du niveau marin

Dans de nombreux pays existent des témoins ou des preuves d'un niveau marin [1] supérieur à l'actuel de 50 cm à 1 m : Casamance (Faure *et al.*, 1974), Côte d'Ivoire (Pomel, 1979 ; Tastet, 1979), Ghana (Laborel & Delibrias, 1976), Bénin (Paradis, 1977). Ce niveau est daté de 2500 à 600 BP. Alors, les mangroves ont pu s'étaler largement dans le cours inférieur des fleuves et les marées biquotidiennes devaient favoriser leur épanouissement dans les basses plaines, aujourd'hui d'altitude supérieure de 40-50 cm au niveau de l'eau des chenaux. A notre avis il s'agit d'une petite transgression et elle peut expliquer la présence d'*Avicennia* apparemment non en équilibre avec les conditions hydrologiques actuelles (cas de ceux du nord du lac Ahémé et de Togbin au Bénin).

Plus récemment eut lieu une petite régression (suggérée aussi par Gledhill, 1963 : 701, 703, pour la Sierra Leone) qui amena progressivement l'eau à son niveau présent et provoqua les microterrasses des bords de lagunes et de bas chenaux, la microfalaise de bord de mer, le fort abaissement des nappes phréatiques en saison sèche, les changements

1. Peut-être de deux niveaux supérieurs à l'actuel (cf. Pomel, 1979).

de faune (Paradis, 1978), l'extension des forêts marécageuses d'eau douce, celle des prairies à *Typha australis* aux dépens des mangroves et la fermeture des embouchures en saison sèche. L'amplitude actuelle des marées étant faible (1 m en moyenne) sur toute la côte depuis le Sénégal jusqu'au Nigéria, les sites porteurs d'*Avicennia*, une fois déboisés (naturellement ou artificiellement) ne reçoivent plus que très rarement les diaspores de palétuviers, apport qui, s'il était plus fréquent et régulier, leur permettrait de se repeupler avec ces palétuviers. Sur ces sites une fois déboisés s'implantent des halophytes herbacés ou se forment des zones nues, cela variant avec le climat et l'emprise humaine.

Les mangroves et les climats côtiers d'Afrique occidentale

Comme l'ont montré Baltzer & Lafond (1971), en climat perhumide, les marais sont progressivement dessalés et la végétation passe de la mangrove à la forêt marécageuse d'eau douce sans zone dénudée et — ajoutons-nous — sans extraction de terre salée. C'est le cas par exemple du Nigéria ou de la Côte d'Ivoire. En climat tropical (Gambie à Sierra Leone) ou subéquatorial sec (Ghana, Bénin), où alternent saison sèche et saison des pluies, apparaissent des zones dénudées et — ajoutons-nous — des extractions de terre salée. Sous de tels climats, mangrove et forêt marécageuse ne sont pas en continuité : des prairies et pelouses diverses (à *P. vaginatum*, à *S. portulacastrum*, à *P. vermicularis*), des marécages à *Typha* sont interposés entre.

Il est évident qu'extraction de terre salée et tanne sont liés. En climat à forte saison sèche (Gambie, Casamance ; cf. tabl. I) l'extraction de terre doit, dans une chaîne causale, venir après l'apparition du tanne, le climat étant vraisemblablement le facteur déterminant. En climat à saison sèche moins longue (Bénin, Sierra Leone et sans doute Guinée et Ghana ; cf. tabl. I), l'extraction de terre est le facteur déterminant dans la création du tanne.

L'impact humain sur les mangroves

Sans à nouveau insister sur cet aspect (voir Rollet, 1975) abordé précédemment, on se rend compte qu'il est lié aux conditions géomorphologiques et climatiques. En climat humide, l'homme abat les palétuviers dans les parties les plus élevées et les mangroves finissent par être remplacées par des prairies à *P. vaginatum* avec des *A. aureum* (Guillaumet & Adjanohoun, 1971 : 212). En climat sec, l'abattage est facilité, mais en même temps aussi l'extraction de terre salée en vue de son lessivage. C'est elle qui a causé les zones nues du Bénin et de quelques autres pays d'Afrique à climat pas assez aride pour que ces tannes se forment naturellement. En climat plus aride (Gambie, Casamance), cette extraction a sans doute agrandi les zones nues formées naturellement. Il faut une nouvelle fois insister sur l'ancienneté du peuplement humain sur le littoral ouest-africain dont témoignent les nombreux amas coquilliers et sur l'importance alimentaire et commerciale du sel pour ces peuples riverains de la mer (Mauny, 1961).

Une mangrove non touchée par l'homme étant auto-renouvelable sur plusieurs siècles, beaucoup de mosaïques (zones nues avec quelques palétuviers, prairies avec des *Avicennia* dispersés, pelouses à halophytes herbacés mêlés de palétuviers) nous paraissent très bien explicables par des stress anthropiques. De ceux-ci c'est l'extraction de terre salée qui a l'influence la plus drastique.

Tableau I. — Données pluviothermiques mensuelles pour différentes stations d'Afrique de l'Ouest.

DAKAR (Sénégal) : 14°44' N, 17°30' W, alt. 22 m.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNEE
P (mm)	0	2	0	0	3	11	105	245	193	48	5	0	612
T (°C)	20,5	18,9	19,6	20,9	22,7	25,9	27,1	27,1	27,3	27,2	25,7	23,1	23,8
	a	a	a	a	a	a	h	p	p	s	a	a	

ZIGUINCHOR (Sénégal) : 12°35' N, 16°16' W, alt. 10 m.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNEE
P (mm)	1	1	0	0	10	122	350	551	356	156	7	1	1555
T (°C)	23,2	23,8	25,2	26	26,9	27,4	26,2	25,8	26,2	26,9	26,5	23,7	25,8
	a	a	a	a	a	h	p	p	p	p	a	a	

CONAKRY (Guinée) : 9°34' N, 13°37' W, alt. 46 m.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNEE
P (mm)	1	2	4	17	158	555	1320	1100	718	334	121	12	4343
T (°C)	26,3	26,3	26,6	27,1	26,9	25,8	24,7	24,4	25,2	25,6	26,3	26,5	26
	a	a	a	a	p	p	p	p	p	p	h	a	

FREETOWN (Sierra Leone) : 8°37' N, 13°12' W, alt. 26 m.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNEE
P (mm)	8	6	25	99	280	508	863	914	711	317	139	30	3900
T (°C)	27,4	27,8	27,9	27,8	27,4	26,7	25,5	25,2	26	26,5	27,1	27,2	27,2
	a	a	s	h	p	p	p	p	p	p	p	s	

ACCRA (Ghana) : 5°33' N, 0°12' W, alt. 27 m.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNEE
P (mm)	14	35	67	78	138	191	45	15	44	80	34	25	766
T (°C)	27,3	27,7	27,8	27,7	27	25,7	24,6	24,3	25	26,1	27,1	27,3	26,5
	a	s	s	h	p	p	s	a	s	h	s	s	

LOME (Togo) : 6°10' N, 1°15' E, alt. 20 m.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNEE
P (mm)	17	37	80	104	153	202	55	16	48	153	21	6	893
T (°C)	26,8	27,5	27,9	27,6	26,9	25,6	24,6	24,6	25,6	25,8	26,7	26,9	26,4
	a	s	h	p	p	p	s	a	s	p	s	a	

GRAND-POPO (Bénin) : 6°16' N, 1°49' E, alt. 5 m.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNEE
P (mm)	10	30	66	100	167	251	91	25	44	95	35	13	927
	a	s	s	p	p	p	h	s	s	h	s	a	

OUIDAH (Bénin) : 6°21' N, 2°05' E, alt. 16 m.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNEE
P (mm)	12	28	92	121	192	297	129	42	74	137	47	16	1187
	a	s	h	p	p	p	p	s	h	p	s	a	

COTONOU (Bénin) : 6°21' N, 2°24' E, alt. 4 m.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	ANNEE
P (mm)	27	34	98	124	222	383	140	42	78	156	58	16	1378
T (°C)	27,2	28	28,6	28	27,4	26,1	25,5	25,4	25,8	26,4	27,2	27,3	26,9
	s	s	h	p	p	p	p	s	h	p	s	a	

Les données pour toutes les stations sauf celles du Bénin sont tirées de MORAL (1964). Nous avons également retenu de cet auteur sa classification des mois : a = mois aride (où P < 16 mm à 25° et P < 25mm à 30°) ; s = mois sec (où P est compris entre 16 et 57,5 mm à 25° et entre 25 et 80 mm à 30°) ; h = mois humide (où P est compris entre 57,5 et 117,5 mm à 25° et entre 80 et 150 mm à 30°) ; p = mois pluvieux (où P > 117,5 mm à 25° et P > 150 mm à 30°).

Remerciements

Nous exprimons notre reconnaissance à M. le Pr Th. MONOD, membre de l'Institut, qui a bien voulu nous donner des conseils et références bibliographiques, ainsi qu'à M. le Pr R. SCHNELL qui a lu et critiqué une première forme de notre manuscrit. Les frais de terrain ont été en partie supportés par le Laboratoire de Botanique de l'Université de Cotonou (Bénin), dirigé par le Pr E. ADJANOHOUN, que nous remercions. Notre gratitude va également à J. F. LABROUCHE, Mlle J. RIVALLAIN et J. VIEILLEFON, qui nous ont fourni divers documents, ainsi qu'à R. GEORGES (École Normale Supérieure d'Abidjan), qui a tiré nos clichés du Ghana.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAM, J. G., 1958. — Floristique des pâturages salés (halophytes et subhalophytes) et végétation des rizières du Siné-Saloum (Sénégal). *J. Agric. trop. Bot. appl.*, **5** (8-9) : 505-541.

AUBRÉVILLE, A., 1950. — Flore forestière soudano-guinéenne. Soc. Edit. Géog. Maritim. et Col., Paris : 524 p.

BALTZER, F., 1969. — Les formations végétales associées au delta de la Dumbéa (Nouvelle-Calédonie). *Cah. ORSTOM*, sér. Géol., **1** (1) : 59-84.

BALTZER, F., & L. R. LAFOND, 1971. — Marais maritimes tropicaux. *Rev. Géog. phys. Géol. dyn.*, **13** (2) : 173-196.

BONFILS, P., & J. FAURE, 1961. — Étude des sols du Bao Bolon. *Agron. trop.*, **16** (2) : 127-147.

BOSMAN, W., 1704. — A new and accurate description of the Coast of Guinea : divided into the Gold, the Slave and the Ivory Coast. Barner & Noble, Inc., New York : 577 p. (New ed. : 1967).

BOUGHEY, A. S., 1957. — Ecological studies of tropical coast-lines. I. The Gold Coast, West Africa. *J. Ecol.*, 45 : 665-687.

CHAPMAN, V. J., 1976. — Mangrove Vegetation. J. Cramer, Vaduz : 447 p.

CROW, A. T., 1952. — The rocks of the Sekondi series of the Gold Coast. *Gold Coast geol. Surv. Bull.*, 18 : 68 p.

DAPPER, D'O. D. M., 1686. — Description de l'Afrique. Réimp. 1970, Johnson reprint corpor., New York : 534 p. + 11 p. d'index.

FAURE, H., 1975. — Nouvelle approche du problème du niveau des mers. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 44-45 : 77-79.

FAURE, H., J. VIEILLEFON & C. A. DIOP, 1974. — Évolution de la ligne de rivage holocène en Casamance (Sud du Sénégal). *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 42-43 : 91-99.

FOSBERG, F. R., 1961. — Vegetation-free zone on dry mangrove coasts. *Prof. Pap. U.S. geol. Surv.*, 424-D : 216-218.

FYNN, J. K., 1971. — Asante and its Neighbours 1700-1807. (Legon History Series) Longman : 175 p.

GERMAIN, P., 1975. — Contribution à la connaissance du Quaternaire récent du littoral dahoméen. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 44-45 : 33-45.

GIGLIOLI, M. E. C., & I. THORNTON, 1965. — The mangrove swamps of Keneba, lower Gambia river basin. I. Descriptive notes on the climate, the mangrove swamps and the physical composition of their soils. *J. appl. Écol.*, 2 : 81-103.

GLEDHILL, D., 1963. — The Ecology of the Aberdeen Creek mangrove swamp. *J. Ecol.*, 51 : 693-703.

GRIVOT, R., 1944. — L'industrie du sel dans la région de Grand-Popo. *Notes afr.*, IFAN, Dakar, 21 : 23-24.

GRUVEL, A., 1908. — Les Pêcheries des Côtes du Sénégal et des Rivières du Sud. Lib. Maritim. et Colon., Paris : 245 p.

GUILCHER, A., 1959. — La région côtière du Bas-Dahomey occidental. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, sér. B, **21** (3-4) : 358-424.

GUILLAUMET, J. L., & E. ADJANOHOUN, 1971. — La végétation de la Côte d'Ivoire. *In* : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire, Mém. ORSTOM, 50 : 157-263.

GUINKO, S., 1974. — Contribution à l'étude écologique des savanes marécageuses du Bas-Dahomey. Thèse de 3e cycle, Fac. Sc. Abidjan : 142 p.

JACQUES-FÉLIX, H., & R. CHÉZEAU, 1960. — Sols et groupements végétaux de la zone littorale de Guinée dans leurs rapports avec la riziculture. 1. L'île du Kabak. *Agron. trop.*, **15** (3) : 325-341.

KIENER, A., 1978. — Écologie, physiologie et économie des eaux saumâtres. Masson, Paris : 220 p.

LABOREL, J., & G. DELIBRIAS, 1976. — Niveaux marins récents à Vermetidae du littoral ouest-africain. Description, datation et comparaison avec les niveaux homologues des côtes du Brésil. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 47 : 97-110.

LINARES DE SAPIR, O., 1971. — Shell middens of lower Casamance and problems of Diola protohistory. *W. Afr. J. Archaeology*, Ibadan, 1 : 23-54.

MAUNY, R., 1961. — Tableau géographique de l'Ouest africain au Moyen âge d'après les sources écrites, la tradition et l'archéologie. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, Dakar, 61 : 588 p.

MIÈGE, J., P. HAINARD & G. TCHEREMISSINOFF, 1976. — Aperçu phytogéographique sur la Basse-Casamance. *Boissiera*, 24 : 461-471.

MONOD, Th., A. TEIXEIRA DA MOTA & R. MAUNY, 1951. — Description de la Côte occidentale d'Afrique (Sénégal au Cap de Monte, Archipels) par V. Fernandes (1506-1510). Centro de estud. da Guiné port. Bissau, mém. nº 11 : 225 p.

MORAL, P., 1964. — Essai sur les régions pluviothermiques de l'Afrique de l'Ouest. *Annls Géogr.*, 400 : 660-686.

PALES, L., 1950. — Les sels alimentaires. Sels minéraux. Problème des sels alimentaires en A.O.F. Gouvernement Général de l'A.O.F., Direction Générale de la Santé Publique, Dakar : 107 p.

PARADIS, G., 1975*a*. — Observations sur les forêts marécageuses du Bas-Dahomey : localisation, principaux types, évolution au cours du Quaternaire récent. *Annls Univ. Abidjan*, E, 8 : 281-315.

— 1975*b*. — Physionomie, composition floristique et dynamisme des formations végétales d'une partie de la Basse Vallée de l'Ouémé (Dahomey). *Annls Univ. Abidjan*, C, 11 : 65-101.

— 1976*a*. — Contribution à l'étude de la flore et de la végétation littorales du Dahomey. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, nº 383, Botanique 26 : 33-68.

— 1976*b*. — Recherches sur le Quaternaire récent du Sud de la R. P. du Bénin (ex-Dahomey) : étude de thanatocénoses de Mollusques. CERPAB, Orsay, contrib. nº 12 : 173 p.

— 1977. — Observations sur l'Holocène récent du Sud Bénin (ex-Sud Dahomey). *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 51 : 49-73.

— 1978. — Interprétation paléoécologique et paléogéographique des taphocénoses de l'Holocène récent du Sud-Bénin, à partir de la répartition actuelle des Mollusques littoraux et lagunaires d'Afrique occidentale. *Géobios*, Lyon, **11** (6) : 867-891.

— 1979. — Observations sur *Laguncularia racemosa* Gaertn. et *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. dans les successions secondaires de la mangrove du Bénin. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. *A*, **41** (1) : 92-102.

PARADIS, G., & E. ADJANOHOUN, 1974. — L'impact de la fabrication du sel sur la végétation de mangrove et la géomorphologie dans le Bas-Dahomey. *Annls Univ. Abidjan*, E, 7 : 599-612.

PARADIS, G., S. DE SOUZA & P. HOUNGNON, 1978. — Les stations à *Lophira lanceolata* dans la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin (ex Sud-Dahomey) *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, nº 521, Botanique 35 : 39-58.

PERTUISOT, J. P., 1975. — De la signification du mot sebkha en géologie. Exemples tunisiens. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 44-45 : 67-75.

POMEL, R., 1979. — Géographie physique de la Basse Côte d'Ivoire. Thèse de 3e cycle, Univ. Caen. UER Sc. de la Terre : 625 p.

RIVALLAIN, J., 1980. — Le sel dans les villages côtiers et lagunaires du Bas-Bénin : sa fabrication, sa place dans le circuit du sel africain. *Annls Univ. Abidjan*, I, 8 : 79-127.

ROLLET, B., 1975. — Les utilisations de la mangrove. *J. Agric. trop. Bot. appl.*, **22** (7-8-9) : 203-235.

SALL, M., & E. S. DIOP, 1975. — Le Gandoul et les îles Betanti. Étude géomorphologique. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 44-45 : 47-54.

SALOMON, J. N., 1978. — Contribution à l'étude écologique et géographique des mangroves. *Revue Géomorph. Dyn.*, 2-3 : 63-80.

SCHNELL, R., 1971. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Vol. 2 : les milieux, les groupements végétaux. Gauthier-Villars éd., Paris : 503-951.

SNELGRAVE, Captain W., 1734. — A new account of some parts of Guinea and the Slave-trade. J., J., P. Knapton, London : 289 p.

TASTET, J. P., 1975. — Les formations sédimentaires quaternaires à actuelles du littoral du Dahomey. *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 46 : 21-44.

— 1979. — Environnements sédimentaires et structuraux quaternaires du littoral du Golfe de Guinée (Côte d'Ivoire, Togo, Bénin). Thèse, Univ. Bordeaux I, vol. 1 : 181 p., vol. 2 : 125 fig.

THOM, B. G., 1967. — Mangrove ecology and deltaic geomorphology, Tabasco, Mexico. *J. Ecol.*, 55 : 301-343.

THOM, B. G., L. D. WRIGHT & J. M. COLEMAN, 1975. — Mangrove ecology and deltaic-estuarine geomorphology : Cambridge Gulf-Ord River, Western Australia. *J. Ecol.*, 63 : 203-232.

TRICART, J., 1978. — Analyse et critique de la thèse de VIEILLEFON (1977). *Revue Géomorph. Dyn.*, 4 : 153-154.

VIEILLEFON, J., 1969. — La pédogénèse dans les mangroves tropicales. Un exemple de chronoséquence. *Sci. sol*, 2 : 115-148.

— 1970. — Le problème des repères stratigraphiques quaternaires en Casamance (Sénégal). *Ass. sénégal. Ét. Quatern. Afr., Bull. Liaison*, 26 : 13-23.

— 1977. — Les sols des mangroves et des tannes de Basse Casamance (Sénégal). *Mém. ORSTOM*, 83 : 291 p.

VILLIERS, A., 1954. — Un biotope curieux des *tan* : les terriers de crabe. *Notes afr.*, 62 : 57-59.

WALTER, H., & M. STEINER, 1936. — Die Ökologie des Ostafricanischen Mangroven. *Z. Bot.*, 30 : 65-193.

Manuscrit déposé le 14 décembre 1979.

PLANCHE I : Sud de Ouidah (Bénin).

1 — *Avicennia* (A) dans la prairie à *Paspalum vaginatum* (PV).

2 — Enlèvement des *Rhizophora* (R) pour le bois et pour extraire de la terre salée. Au premier plan, *P. vaginatum* (Pv).

3 — Aspect d'une zone dénudée avec un vieux panier de lessivage.







PLANCHE 1

PLANCHE II : Togbin (Bénin).

4 — Aire d'extraction de terre salée, mise en tas (à droite). Trois pieds d'*Avicennia* ont été conservés.

5 — Enlèvement de la végétation dans une future aire d'extraction de terre salée. Au loin, *Rhizophora* (R).

6 — Aspect d'une aire d'extraction de terre salée. A gauche, tas de terre, paniers de lessivage et poteries pour recueillir le filtrat.







PLANCHE II

PLANCHE III : Environs de Gbéhoué Péda (Bénin).

7 — Pied d'*Avicennia* (A) dans la prairie à *P. vaginatum* (Pv).

8 — Aspect de la prairie à *P. vaginatum*, avec *Cyperus articulatus* (C) et *Phoenix reclinata* (P r).

9 — Colonisation des aires dénudées par *Sesuvium portulacastrum* (S), avec des pieds d'*Avicennia* (A). On voit trois tas de terre salée protégés de la pluie par des feuilles de palmiers.







PLANCHE III

PLANCHE IV : Environs de Gbéhoué Péda (Bénin).

10 — Butte sableuse (B) avec *Phoenix reclinata* (Pr) et aire nue au premier plan. *Sesuvium portulacastrum* (S) et *Paspalum vaginatum* la colonisent.

11 — Recolonisation des aires dénudées par *S. portulacastrum*. Au loin, *Avicennia* (A) et tas de terre salée (face à la flèche).

12 — Pieds d'*Avicennia* (A) subsistant près de l'eau, mêlés à *S. portulacastrum* (S) et *P. vaginatum* (Pv).







PLANCHE IV

PLANCHE V : Région de Kéta (Est du Ghana).

13 — Zones dénudées entourées de *P. vaginatum* (Pv) et *S. portulacastrum* (S). Au loin, une femme recueille du sel.

14 — Végétation très clairsemée et zones dénudées craquelées. On voit de petits *Avicennia* (A), qui en fait sont âgés.

15 — Une femme recueille du sel obtenu par l'évaporation naturelle de l'eau dans des cuvettes formées sur l'argile des zones dénudées. (Fin février 1975.)







PLANCHE V

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, nº 3 : 263-277.

Relations entre la structure exinique, la morphologie tectale du pollen, les conditions climatiques et écologiques chez certaines espèces du genre *Peucedanum* L. (Umbelliferae)

par Michel Nigaud *

Résumé. — Le genre *Peucedanum* L. est largement répandu dans le monde. Il connaît ainsi des conditions écologiques variées et se trouve soumis à des influences fort diverses (froid, chaleur, humidité, sécheresse...). Ces paramètres extérieurs agissent-ils au niveau du pollen ? Ont-ils des actions directes sur l'évolution et la constitution stratigraphiques de l'exine ? C'est ce que la présente étude entreprend d'établir, parallèlement aux travaux de morphologie florale dus à J. P. Reduron qui travaille sur les mêmes espèces.

Abstract. — *Relationships between pollen characters (structure of exine and tectum), climatical and ecological conditions in some species of the genus* Peucedanum L. (*Umbelliferae*). — The *Peucedanum* L. genus is widely distributed throughout the world. It is thus exposed to a variety of ecological conditions and is subjected to a great many influences (heat, cold, dampness, dryness...). Have these external factors any effect upon the pollen itself ? Do they act directly on the evolution and stratigraphic constitution of exine ? The present study has been undertaken to try to establish this parallel to the work of J. P. Reduron on the same species.

Introduction

Au niveau des caractères végétatifs, l'adaptation des plantes aux influences diverses du milieu est depuis longtemps constatée et démontrée. En est-il de même pour des parties plus intimes de ces plantes et plus précisément pour cette entité particulière que constitue un grain de pollen et notamment les strates qui forment son enveloppe exinique dont la plus externe ou tectum ?

Parce que sa répartition générale (latitude, longitude) est largement répandue sur le globe, bien que surtout boréale, le genre *Peucedanum* L. — genre « refuge » (Nigaud, 1970, 1978) au sein d'une famille bien connue et délimitée, celle des Ombellifères, avec quelques 388 espèces répertoriées à l'Index de Kew — est soumis à des influences diverses : océane ou continentale, d'altitude ou de littoral, de pluviosité ou de sécheresse, de froidure ou de chaleur, tous ces paramètres intervenant séparément ou en groupe.

* *Laboratoire de Palynologie de l'ÉPHÉ, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris.*

Quelles conséquences peuvent en découler au niveau du pollen ? La question étant ici posée, une première et partielle réponse sera esquissée. Toutefois, isolée, la présente contribution ne serait pas totalement significative. Elle s'insère dans le contexte d'autres travaux consacrés aux peucédans et notamment ceux de Reduron (1978, 1979, 1980), de Guyot (1966, 1971, et *com. pers.*) sur les mêmes espèces, parfois les mêmes échantillons, le premier en morphologie florale et le second en phytodermologie. Antérieurement, d'autres études ont porté sur les vaisseaux ligneux des peucédans (Lemesle, 1958, Lemesle et Rousseau, 1959), sur leur ontogénie foliaire (Cerceau-Larrival, 1962, 1975), sur leur dénombrement chromosomique (Cauwet, 1968), sur leurs fruits (Durruty, 1975) et sur leur phytochimie (Carbonnier *et al.*, 1978), pour ne citer que des auteurs de langue française.

I. — Technique et matériel utilisés

L'observation, après traitement chimique (acétolyse selon Erdtman) et cassure aux ultrasons (Cerceau et coll., 1970), de pollens prélevés sur des inflorescences d'espèces en provenance de lieux aussi culminants que le mont Kenya (= *P. kerstenii*) ou réputés froids tel Vladivostock (= *P. formosum*), voire de régions de France aussi contrastées que la Grande Brière atlantique (= *P. lancifolium*) et les contreforts calcaires des Alpes en bordure méditerranéenne (= *P. schottii*), conduit à des constatations riches en enseignements divers. Autre exemple, l'étude du *P. paniculatum*, endémique corse, et le cas spécifique d'un échantillon récolté à Montalba (Pyr.-Or.) permettent aussi de se livrer à d'utiles comparaisons avec l'espèce *P. officinale* [1] dont ils sont probablement issus et de sa sous-espèce espagnole *P. stenocarpum*. Toutes ces comparaisons, effectuées soit au niveau des cassures, soit au niveau des surfaces tectales, ont leurs localisations précisées dans les légendes des différentes illustrations.

II. — Influence des facteurs dominants « froid » et « chaleur »

Deux échantillons récoltés, l'un entre 3 500 et 4 000 m d'altitude sur le mont Kenya, l'autre en Primorye (région septentrionale de Vladivostock), le premier *P. kerstenii* (fig. 1a ; pl. I ; 1, 2), le second *P. formosum* (fig. 1b), présentent, sensiblement, les mêmes caractéristiques exiniques (courtes columelles : ectexine et nexine épaisses ; espace intercolumellaire réduit). Il s'agit, dans l'un et l'autre cas, de plantes soumises à l'influence du froid (du gel notamment) même si interviennent des paramètres compensateurs, soit latitudinaux (Équateur) soit océaniques (mer du Japon).

L'étude du pollen d'autres taxons, dont *Ferula montis elgonis*, appartenant aux plantes afroalpines citées par Hedberg (1957) — l'orophilie se conjuguant ici avec le froid — montre des convergences structurales de l'exine. Il en est de même pour tout un lot de *Peucedanum* mentionnés par Gorovoy (1966, 1978) et dont les strates exiniques ont entre elles beaucoup d'analogies [*P. litorale* (pl. I, 3, 4) et *P. eryngiifolium*, de Primorye ; *P. terebinthaceum*, de Priamourye ; *P. salinum* et *P. vaginatum*, d'Est-Sibérie].

1. Qualifié de « groupe » *P. officinale*.

A l'inverse et comparativement, le pollen de *P. paucifolium* (fig. 1c ; pl. I, 5) et surtout celui de *P. ruthenicum* (fig. 1d ; pl. I, 6), échantillons en provenance respective d'Erevan (Arménie) et de Syrie — l'héliophilie, voire la xérophilie, étant alors dominantes — révèle une structure exinique différente (hautes columelles ; nexine toujours importante si ectexine plus frêle ; espace intercolumellaire ample).

Au total, une constatation semble s'imposer : l'exine du pollen des peucédans est plus compacte en climat froid, plus épaisse et plus « aérée » en climat chaud (fig. 1a et d).

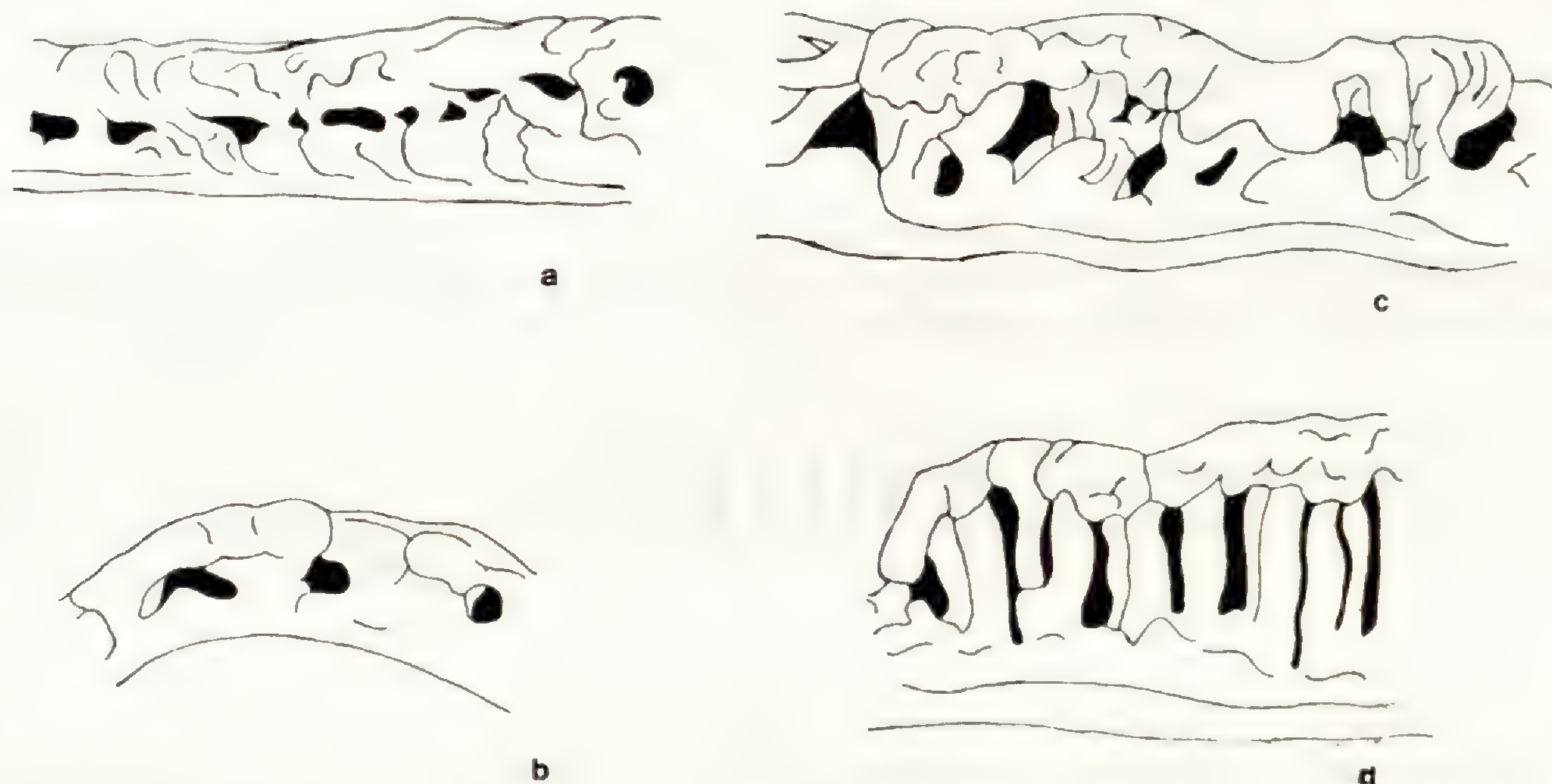


Fig. 1

a — Cassure méridienne en zone interaperturale subpolaire ; courtes et étroites columelles (1/7 de l'exine) avec têtes coalescentes, fondues dans la masse tectale (3/7 de l'exine) et nexine d'égale épaisseur ; possible distinction de la sole et de l'endexine ; espace intercolumellaire fort réduit. (G × 16 500, cf. *P. kerstenii* Engler. ; Nigaud, 1974.)

b — Cassure méridienne en zone polaire ; columelles courtes et trapues (1/4 de l'exine) avec têtes massives et coalescentes, très peu individualisées ; masse tectale assez homogène et d'égale épaisseur à l'ensemble nexinique ; sole et endexine non discernables ; espace intercolumellaire réduit. (G × 17 000, cf. *P. formosum* Kayata.)

c — Cassure méridienne en zone interaperturale subéquatoriale ; robustes columelles, relativement hautes (4/9 de l'exine), composées et ramifiées, les têtes étant en relation directe avec les rugules tectales ; sole et endexine discernables dans une nexine égale au 1/4 de l'ensemble exinique : espace intercolumellaire important. (G × 16 500, cf. *P. paucifolium* Ledeb.)

d — Cassure méridienne en zone interaperturale subéquatoriale ; columelles droites et hautes (1/2 de l'exine) ; sole et endexine nettement discernables, formant une nexine épaisse (1/3 de l'ensemble exinique) comparée à la strate tectale plutôt réduite ; ample espace intercolumellaire. (G × 17 500, cf. *P. ruthenicum* M. B.)

III. — *P. lancifolium*, ÉTUDE COMPARATIVE AVEC *P. schottii*, AUTRE PLANTE DE LITTORAL ET *P. palustre*, AUTRE ESPÈCE HYGROPHILE

Dans une aire géographique — la France en l'occurrence — plus restreinte que lors des précédentes comparaisons, intercontinentales, entre pollens soumis à des facteurs

externes de même nature ou opposés, est-il encore possible de parvenir à des constatations significatives ?

P. lancifolium (fig. 2a ; pl. II, 3, 4) croît à proximité de la mer, en Loire-Atlantique ou dans le Morbihan, près de lacs et de rivières. Son pollen possède une exine plutôt épaisse, des columelles bien individualisées, mais la surface tectale reste de type « cérébroïde » avec une rugulation commençante. S'il bénéficie d'un climat édulcoré par l'influence marine, *P. lancifolium* a néanmoins son évolution freinée par une hygrophilie naturelle qui agit sans doute dans un sens conservateur.



Fig. 2

a — *En bas* : cassure méridienne, mésocolpiale, proche des apertures ; columelles de petite taille, cauliflorées, aux têtes particulièrement volumineuses ; ensemble nexinique très épais ; espace intercolumellaire assez important. — *En haut* : ensemble fovéi-fossuléiforme de fortes circonvolutions avec début de rugulation = surface tectale cérébroïde-rugulée commençante (zone subaperturale ; valable également en zone polaire). (G × 12 000, cf. *P. lancifolium* Lange.)

b — *En bas* : cassure méridienne, mésocolpiale, proche des apertures ; columelles hautes, cauliflorées, à têtes concrescentes ; nexine épaisse ; ample espace intercolumellaire. — *En haut* : ensemble fossuléiforme de rugules parfaitement alignées les unes à côté des autres ; parallélisme évident = surface tectale striée (surtout vrai en zone polaire). (G × 12 000, cf. *P. schottii* Bess. ; Nigaud, 1975.)

c — *En bas* : cassure méridienne en zone polaire ; columelles petites et irrégulières avec têtes vaguement globuleuses, soudées les unes aux autres ; difficile différenciation entre sole et endexine ; espace intercolumellaire réduit. — *En haut* : ensemble fovéiforme de circonvolutions banales = surface cérébroïde (zone polaire). (G × 11 000, cf. *P. palustre* Moench.)

Par comparaison, *P. schottii* (fig. 2b ; pl. II, 1, 2), espèce de milieu méditerranéen (Fontan, dans le cas étudié) et de plateau calcaire, a un pollen qui n'est pas sans rappeler le *P. ruthenicum* syrien. Dans le contexte « peucédanien », la surface tectale, striée de belles rugules parallèles, s'avère très évoluée. A l'inverse, *P. palustre* (fig. 2c ; pl. II, 5, 6), échantillon récolté dans le Haut-Rhin, plante de tourbière et de marécage, possède un pollen dont l'exine est sans particularité : columelles banales et surface tectale cérébroïde simple. Dans ce cas, l'hydrophilie semble stabiliser toute évolution (Nigaud, 1975, 1978 ; Hideux *et al.*, 1978).

Au total, la diversité des paramètres (géographiques, climatiques, écologiques...) rencontrés en France explique que des espèces choisies à titre comparatif et volontaire-

ment bien localisées mais, en fait, de dispersion plus large (jusqu'au Portugal : *P. lancifolium* ; jusqu'en Sicile : *P. schottii* ; jusqu'en Finlande : *P. palustre*) présentent, deux à deux, des tendances évolutives (columelles chez *P. lancifolium* et *P. schottii*) ou de stabilité (tectum chez *P. lancifolium* et *P. palustre*) constatables et attendues.

IV. — Les espèces du groupe *P. officinale* L.

L'étude comparative du pollen de différentes espèces du genre *Peucedanum* L. soumises à l'influence de phénomènes extérieurs, de même essence ou contraires, confirme donc, à l'échelle intercontinentale et à celle de la France, les ressemblances et dissemblances envisagées *a priori* et recherchées à fin de démonstration. Qu'en est-il à une échelle plus réduite encore ? Le cas des peucédans du groupe *P. officinale* et des espèces affines sert maintenant de support à une étude comparative plus fine, à partir d'échantillons choisis dans un ensemble « régional » constitué artificiellement par les deux versants pyrénéens (*sensu lato*) et la Corse.

Mésophile commune et plante souche, le *P. officinale* (fig. 3a ; pl. III, 1, 2) possède un pollen à exine et tectum simples (petites columelles, surface tectale cérébroïde). *P. paniculatum* (fig. 3b ; pl. III, 3, 4) doit à son isolement dans les îles sardo-corses une évolution somme toute banale (columelles plus grandes, mais tectum toujours cérébroïde avec amorce sensible de régulation). *P. stenocarpum* (fig. 3c) poursuit cette évolution (columelles assez semblables aux précédentes mais surface tectale, cette fois, rugulée). L'évolution la plus caractérisée est celle du *P. species* de Montalba (fig. 3d ; pl. III, 5, 6) qui semble trouver sur place un microclimat et des conditions écologiques particulièrement favorables (hautes columelles et tectum strié-rugulé).

Au total, si ces quatre espèces présentent à l'œil non averti un port de plante assez comparable, l'étude de leur pollen dénote des particularités évidentes. En tout cas, il paraît opportun d'affirmer ici que le *P. species* de Montalba est bien différent du *P. paniculatum* corse (confusion rencontrée dans certaines déterminations). Plus vraisemblablement il s'agit d'un *P. stenocarpum* qui aurait refranchi les Pyrénées. Des arguments appuient cette hypothèse, tel le nombre rapproché des rayons des inflorescences. Une étude phytochimique en cours (Carbonnier-Jarreau, *com. pers.*) permettra encore d'affiner les actuelles présomptions.

Conclusion

Au sein des Ombellifères, les *Peucedanum* constituent un genre remarquable en ce sens que, largement répandus et évolués, ils peuvent servir de matériel précieux en vue d'investigations fines. L'étude des strates exiniques et de leur réponse aux facteurs externes apporte d'utiles informations. Toute une série de constatations semble converger pour avancer que, au niveau du pollen, il y a une réponse effective à l'environnement climatique : compacité générale de l'exine et perforations tectales nombreuses en région de froid intense ou durable ; épaisseur accentuée de l'exine et perforations tectales plus nombreuses en région chaude ou à taux d'ensoleillement important.

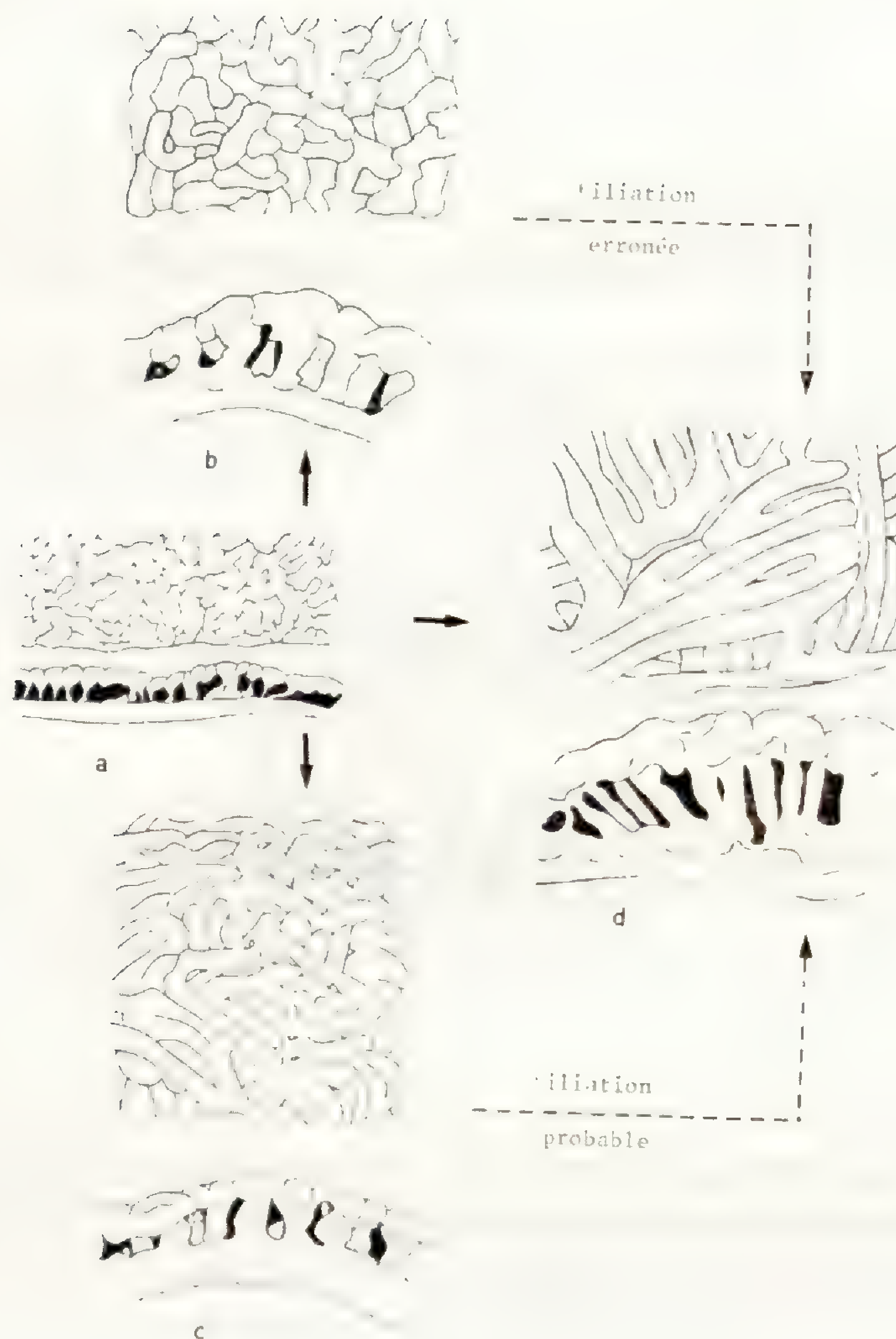


Fig. 3

a — *En bas* : cassure méridienne ; mésocolpiale, en zone subéquatoriale ; petites columelles, irrégulières, à têtes coalescentes ; possible distinction entre sole et endexine ; espace intercolumellaire assez important. — *En haut* : ensemble fovéiforme de circonvolutions simples = surface tectale cérébroïde (général pour toute la surface tectale). (G × 11 000, cf. *P. officinale* L. ; Nigaud, 1975.)

b — *En bas* : cassure transversale en zone subpolaire ; columelles assez massives et relativement hautes à têtes assez volumineuses et coalescentes ; nexine indivise ; espace intercolumellaire assez important. — *En haut* : ensemble fovéi-fossuléiforme de circonvolutions modestes mais à rugulation commençante = surface tectale cérébroïde à cérébro-rugulée simple (zone subpolaire). (G × 11 000, cf. *P. paniculatum* Lois.)

c — *En bas* : cassure méridienne en zone polaire ; columelles trapues, relativement hautes ; strate tectale plutôt réduite ; ensemble nexinique épais ; espace intercollumellaire assez important. — *En haut* : ensemble fossuléiforme de rugules simples et désordonnées = surface tectale rugulée simple (zone subpolaire). (G × 11 500, cf. *P. stenocarpum* (Boiss. et Reuter) Font Quer.)

d — *En bas* : cassure transversale mésocolpiale, en zone subpolaire ; hautes et fines columelles ; strate tectale d'égale épaisseur à l'ensemble nexinique ; possible distinction entre sole et endexine ; ample espace intercolumellaire. — *En haut* : ensemble fossuléiforme de longues rugules agencées par groupes parallèles plus ou moins perpendiculaires les uns par rapport aux autres = surface tectale striato-rugulée (zone subpolaire). (G × 12 500, cf. *P. species* de Montalba. Précédemment décrit comme *P. paniculatum* ; Nigaud, 1975.)

De même, chez les espèces adaptées à un milieu précis (*P. palustre*) ou endémiques strictes (*P. paniculatum*), on peut constater la stabilité de l'exine ainsi que le niveau très faible d'évolution de la morphologie tectale ; ce qui étonne plus dans le second cas que dans le premier. Autre caractéristique : l'allongement[1] du pollen chez les espèces isolées (*P. schottii*, P/E = 2,61 ; *P. paniculatum*, P/E = 2,46 ; *P.* sp. de Montalba, P/E = 2,32) est mesurable et, consécutivement, selon les zones examinées (polaire, équatoriale, interaperturale), des différences morphologiques du tectum sont discernables (de cérébroïde à rugulé, voire strié — NIGAUD, 1975). Liées à cet allongement du pollen, de multiples malformations polliniques apparaissent (NIGAUD, 1970, et, *cf.* le genre *Seseli* L., PARDO, 1978 et 1979).

En résumé, que déduire de ces constatations qui confirment et ajoutent aux apports de travaux antérieurs (CERCEAU-LARRIVAL, 1971 ; CERCEAU-LARRIVAL et ROLAND-HEYDACKER, 1976 et 1978) ? Quelle est la nature de la réponse de la plante, de son pollen aux influences extérieures ? Là encore la question est posée avec la part à faire entre ce qui est d'origine gamétophytique ou sporophytique. Autre question : compte tenu des connaissances actuelles, est-il possible de projeter sur les autres Angiospermes la réponse du pollen des peucédans aux conditions externes ? Compacité exinique ou épaississement de l'exine se retrouvent-ils chez les pollens fossiles, recueillis dans les couches géologiques correspondant à des périodes climatiques froides ou chaudes ?

LISTE DES ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS

Abréviations utilisées : P, Paris ; UPS, Uppsala (Suède) ; PIBC, Pacific Institute of Bio-Organic Chemistry, Vladivostok (URSS) ; ERE, Erevan (Arménie) ; MA, Madrid (Espagne).

Peucedanum kerstenii Engler, mont Kenya, *Alluaud 223* (P).
Peucedanum kerstenii Engler, mont Elgon, *Hedberg 962* (UPS).
Peucedanum kerstenii Engler, Ruwenzori, *Hedberg 395* (UPS).
Peucedanum formosum Kayata, Primorie, GOROVOY, 7.IX.1975 (PIBC).
Peucedanum litorale Worosch. et Gorovoy, Primorie, GOROVOY, 1.IX.1972 (PIBC).
Peucedanum eryngiifolium Kom., Primorie, BOJKO, 5.VIII.1977 (PIBC).
Peucedanum terebinthaceum (Fisch. ex Irev.) Ledeb., Priamourie, GOROVOY, 5.VIII.1960 (PIBC).
Peucedanum salinum Pall., Est Sibérie, PRETROCHENKO, 10.VIII.1965 (PIBC).
Peucedanum vaginatum Ledeb., Est Sibérie, IVERINA, 6.VII.1967 (PIBC).
Peucedanum paucifolium Ledeb., Arménie, leg. A. ELEN., *78026* (ERE).
Peucedanum ruthenicum Bieb., Syrie du Nord, *Gombault 6130* (P).
Peucedanum lancifolium Lange, Saillé (Morbihan), NIGAUD, 22.VII.1971 (coll. pers.).
Peucedanum lancifolium Lance, Saint-Lyphard (Loire-Atlantique), DUPONT, 5.IX.1969 (coll. NIGAUD).
Peucedanum schottii Bess., Fontan (Alpes-Maritimes), Flore de France nº 237 (P).
Peucedanum petraeum Noé (= *P. schottii*), Alpes-Maritimes, Herbier LORET (P).
Peucedanum palustre Moench, Wittelsheim (Haut-Rhin), REDURON, 28.VII.1974 (coll. pers.).
Peucedanum officinale L., Hendaye (Basses-Pyrénées), *Hibon 1687* (P.).
Peucedanum paniculatum Lois., Poggio di Venaco (Corse), CLAUDIN et CASANOVA, 1978 (coll. NIGAUD).
Peucedanum stenocarpum (Boiss. et Reuter) Font Quer, Pirineos, *Sennen 88561* (MA).
Peucedanum stenocarpum (Boiss. et Reuter) Font Quer, Sierra de Guadarrama, PEREZ, 1947, *152463* (MA).
Peucedanum sp., Montalba (Pyrénées-Orientales), CAUWET, 1970 et 1978 (coll. NIGAUD).
Ferula montis elgonis Bulloch, mont Elgon, *Lugard 425* (1930) espèce-type.

1. Le rapport P/E est celui de la longueur du pollen sur le diamètre équatorial.

Remerciements

M^me^ Cerceau-Larrival, Maître de Recherche au CNRS, a toujours guidé et suivi mes travaux en Palynologie. Qu'elle soit assurée de ma profonde gratitude. Ma reconnaissance va également à Jean-Pierre Reduron qui a bien voulu accepter d'aborder, en morphologie florale, l'étude des *Peucedanum*, et à mes amis du Laboratoire de Palynologie de Paris : Michel Hideux pour ses conseils pertinents, M^mes^ M. C. Carbonnier et A. Verhille et M^lle^ L. Derouet. Les schémas sont inspirés de photographies au MEB réalisées dans les Laboratoires d'Écologie générale et de Géologie du Muséum (ainsi que les trois planches de photographies) ; que leurs Directeurs et leurs techniciens en soient remerciés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Carbonnier, J., O. Fatianoff et D. Molho, 1978. — Phytochimie comparée des taxons rattachés à la tribu des *Peucedaneae. Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. Cauwet-Marc et J. Carbonnier (Eds.). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 387-513.

Cauwet, A. M., 1968. — Contribution à l'étude caryologique des Ombellifères de la partie orientale des Pyrénées. *Naturalia monspel.*, sér. Bot., **19** : 5-27.

Cerceau, M.-Th., M. Hideux, L. Marceau et F. Roland, 1970. — Cassure du pollen par les ultrasons pour l'étude structurale de l'exine au M.E.B. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **270** : 66-69.

Cerceau-Larrival, M.-Th., 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique (Thèse). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. B., **14** : 166 p.

— 1971. — Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. *In* : V. H. Heywood (Ed.). The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. London : 109-156.

— 1975. — Clé des genres à l'aide des plantules. *In* : M. Guinochet et R. de Vilmorin, Flore de France. CNRS, Paris, Fasc. 2 : 426 et 474-476.

Cerceau-Larrival, M.-Th., et F. Roland-Heydacker, 1976. — The evolutionary significance of the ultrastructure of the exine in Umbelliferous pollen grains. *In* : I. K. Ferguson and J. Muller (Eds), « The Evolutionary significance of the exine ». Linn. Soc. Symp. ser. n° 1 : 481-498.

Cerceau-Larrival, M.-Th., et F. Roland-Heydacker, 1978. — Apport de la palynologie à la connaissance des Ombellifères actuelles et fossiles. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères.* « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. Cauwet-Marc et J. Carbonnier (Eds). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 213-229.

Durruty, M., 1975. — Clé des genres d'après les méricarpes. *In* : M. Guinochet et R. de Vilmorin (Eds), Flore de France. CNRS, Paris. Fasc. 2 : 406 et 474-476.

Gorovoy, P. G., 1966. — *Umbelliferae* Moris. from Primorye and Priamurye. Nauka Publishers, Moscow-Leningrad. 294 p.

Gorovoy, P. G., D. D. Basargin, K. P. Ulanova, S. A. Volskova et N. M. Zaitseva, 1978. — Application of various methods (morphological-anatomical, chorological, phytochemical and mathematical) in the study of *Umbelliferae* from the Soviet Far East Siberia. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. Cauwet-Marc et J. Carbonnier (Eds). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 593-607.

GUYOT, M., 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **113** : 244-273.

— 1971. — Phylogenetic and systematic value of stomata of the *Umbelliferae*. *In* : V. H. HEYWOOD (Ed.), The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*, London : 199-211.

HEDBERG, O., 1957. — Afroalpine Vascular Plants. *Symb. bot. upsal.*, **15** (1) : 139.

HIDEUX, M., M. NIGAUD, C. PARDO et A. VAN DER PLUYM, 1978. — Apports de l'analyse factorielle des correspondances en Palynologie : cas de quelques Ombellifères. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 563-573.

LEMESLE, R., 1958. — Particularités histologiques du bois de quelques *Peucedanum*. Les divers types de fibres aréolées dans le cylindre ligneux des Ombellifères. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **247** : 1128-1129.

LEMESLE, R., et J. ROUSSEAU, 1959. — Structure écologique des tiges de quelques *Peucedanum* africains. *Bull. Soc. Pharm. Bordeaux*, **98** : 86-96.

NIGAUD, M., 1970. — Contribution palynologique à l'étude du genre *Peucedanum* L. (*Umbelliferae*). D.E.S. Fac. Sci. Paris. Texte ronéotypé.

— 1974. — *Peucedanum kerstenii* Engler. *In* : Pollen et Spores d'Afrique tropicale. Travaux et documents de géographie tropicale. CEGET et CNRS, **16** : 254-255.

— 1975. — Micrographie de détail de la paroi pollinique chez le genre *Peucedanum* L. (*Umbelliferae*). *Bull. Soc. bot. Fr.*, Coll. Palynologie, **122** : 121-124.

— 1978. — Contribution palynologique à l'étude de l'espèce *Peucedanum palustre* Moench (*Umbelliferae*). *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 231-241.

PARDO, C., 1978. — Contribution palynologique à la taxonomie des espèces espagnoles du genre *Seseli* L. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires », Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 243-253.

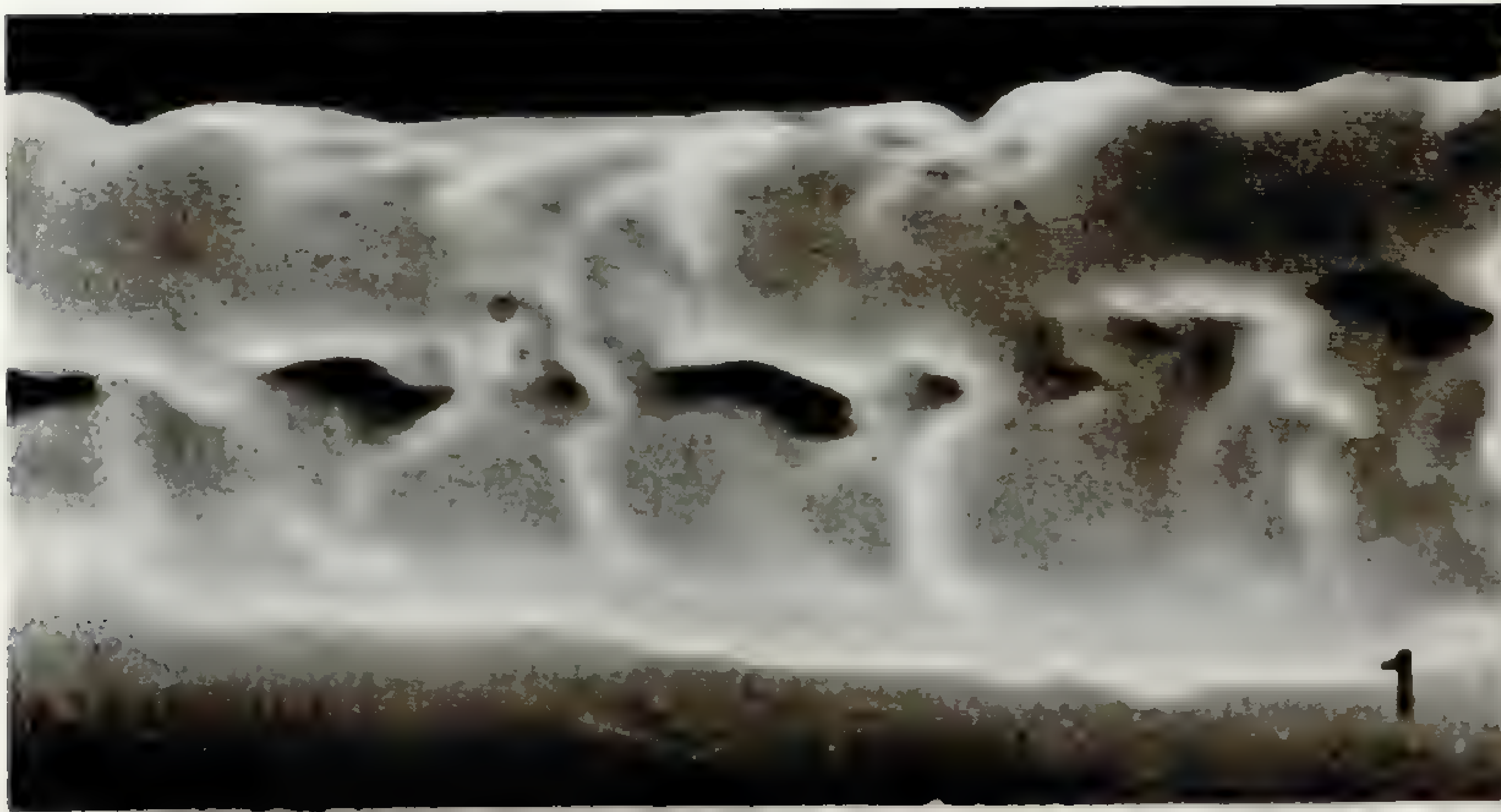
— 1979. — Estudio biosistematico del genera *Seseli* L. (*Umbelliferae*) en la Peninsula Iberica. (Thèse). Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Biologia. 308 p.

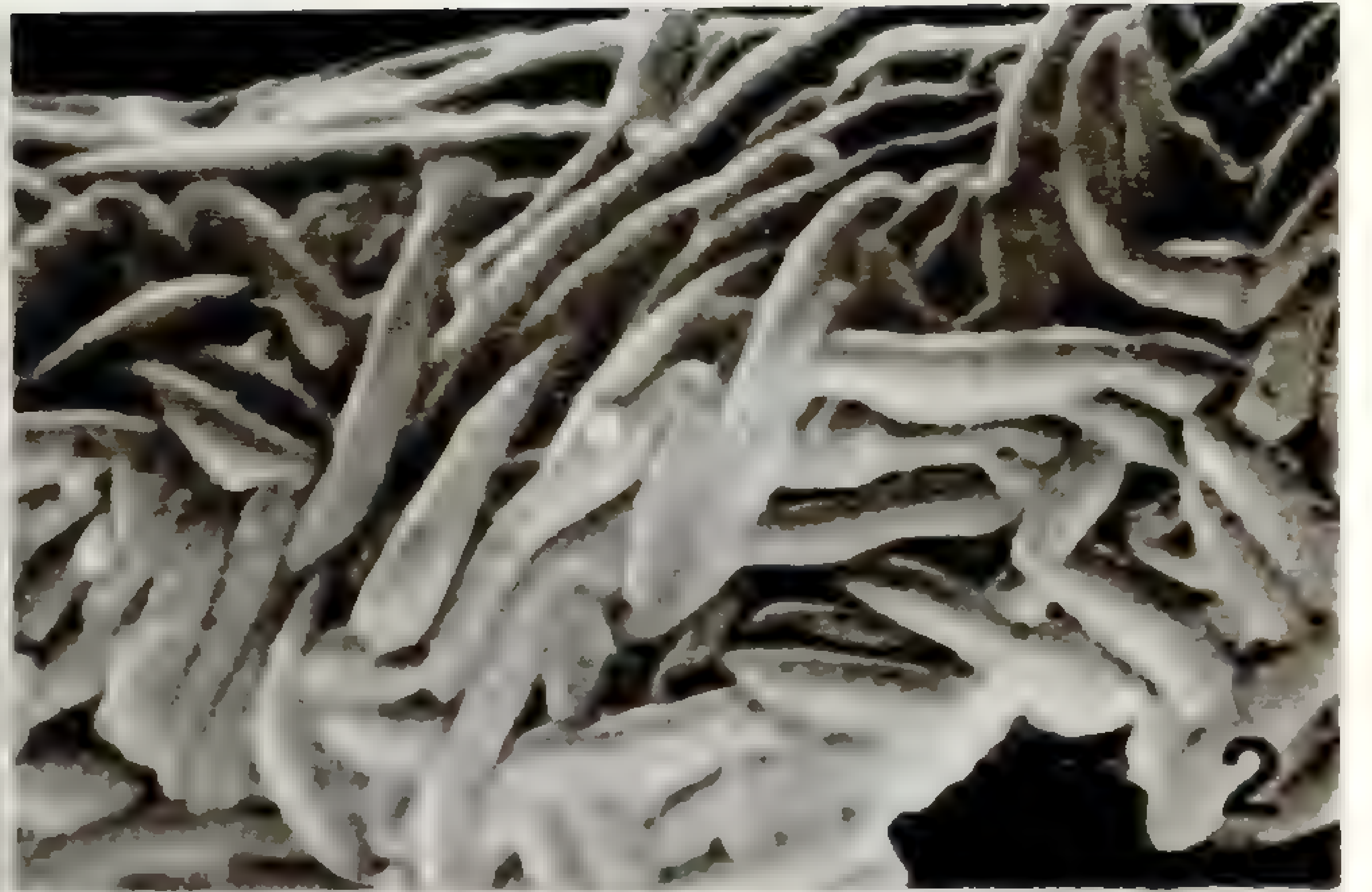
REDURON, J. P., 1978. — Contribution à l'étude morphologique du pétale chez les Ombellifères. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique », Perpignan 1977. A. M. CAUWET-MARC et J. CARBONNIER (Eds). CNRS et Centre Universitaire de Perpignan : 121-131.

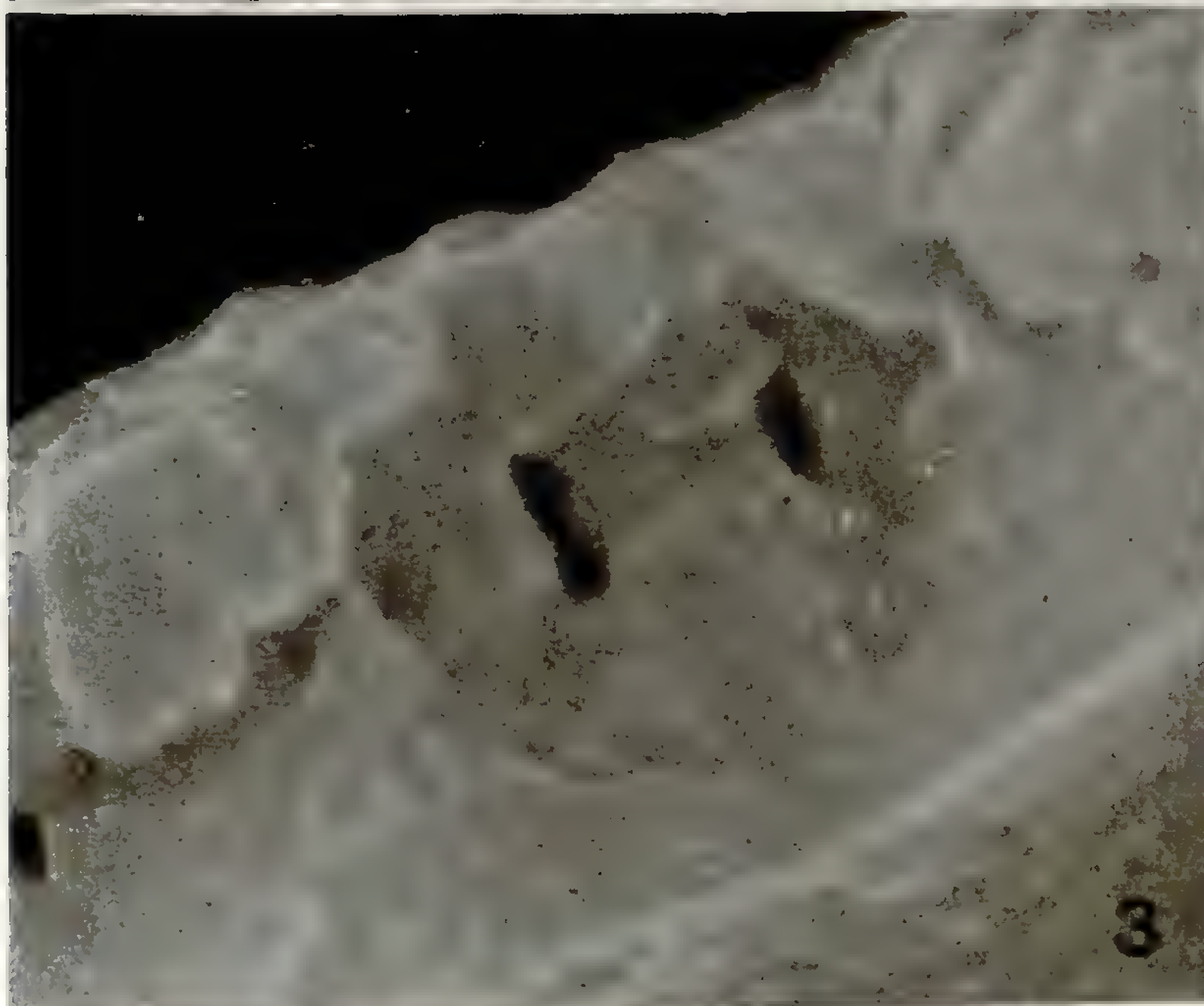
Manuscrit déposé le 4 mars 1980.

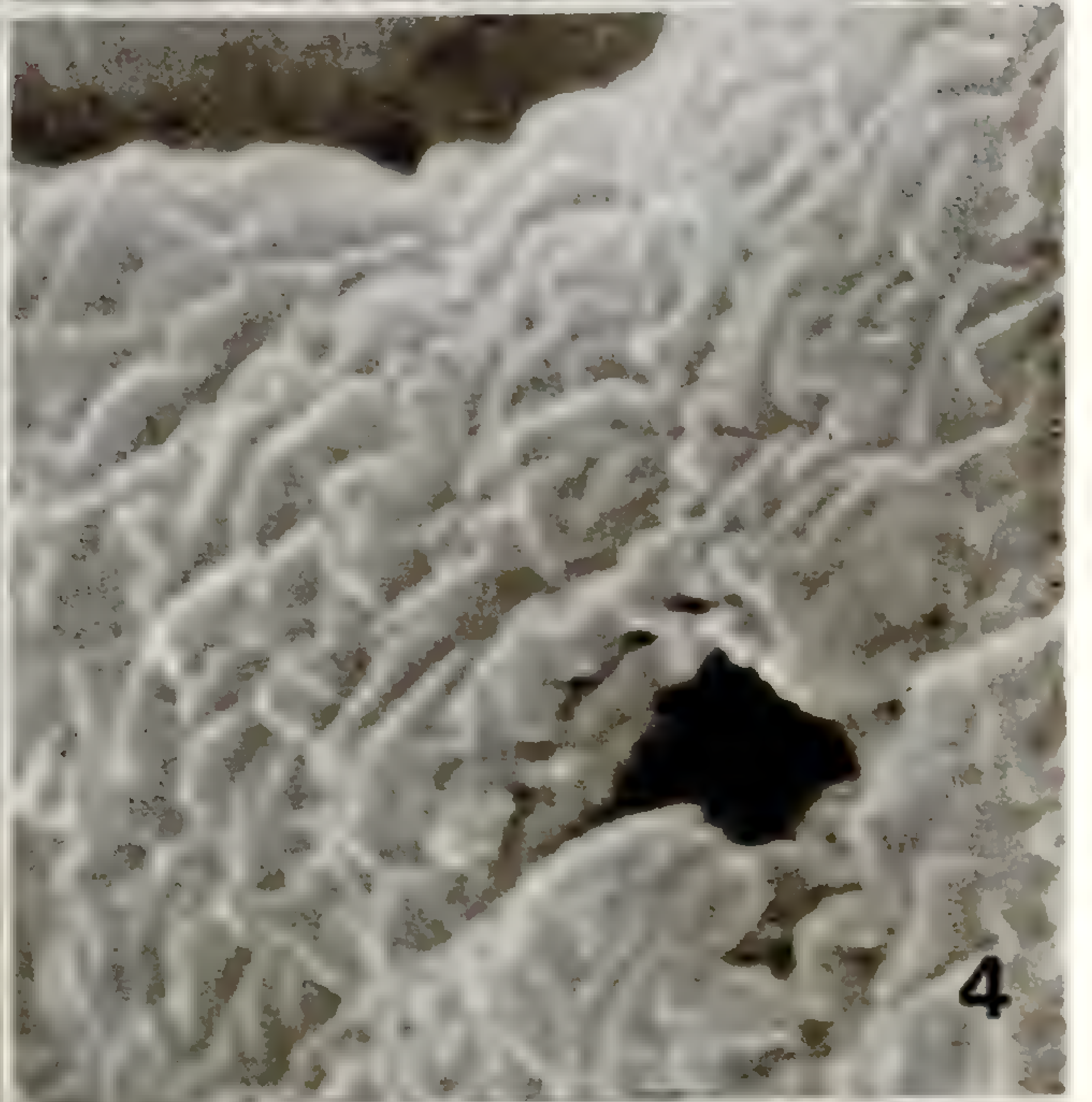
PLANCHE I

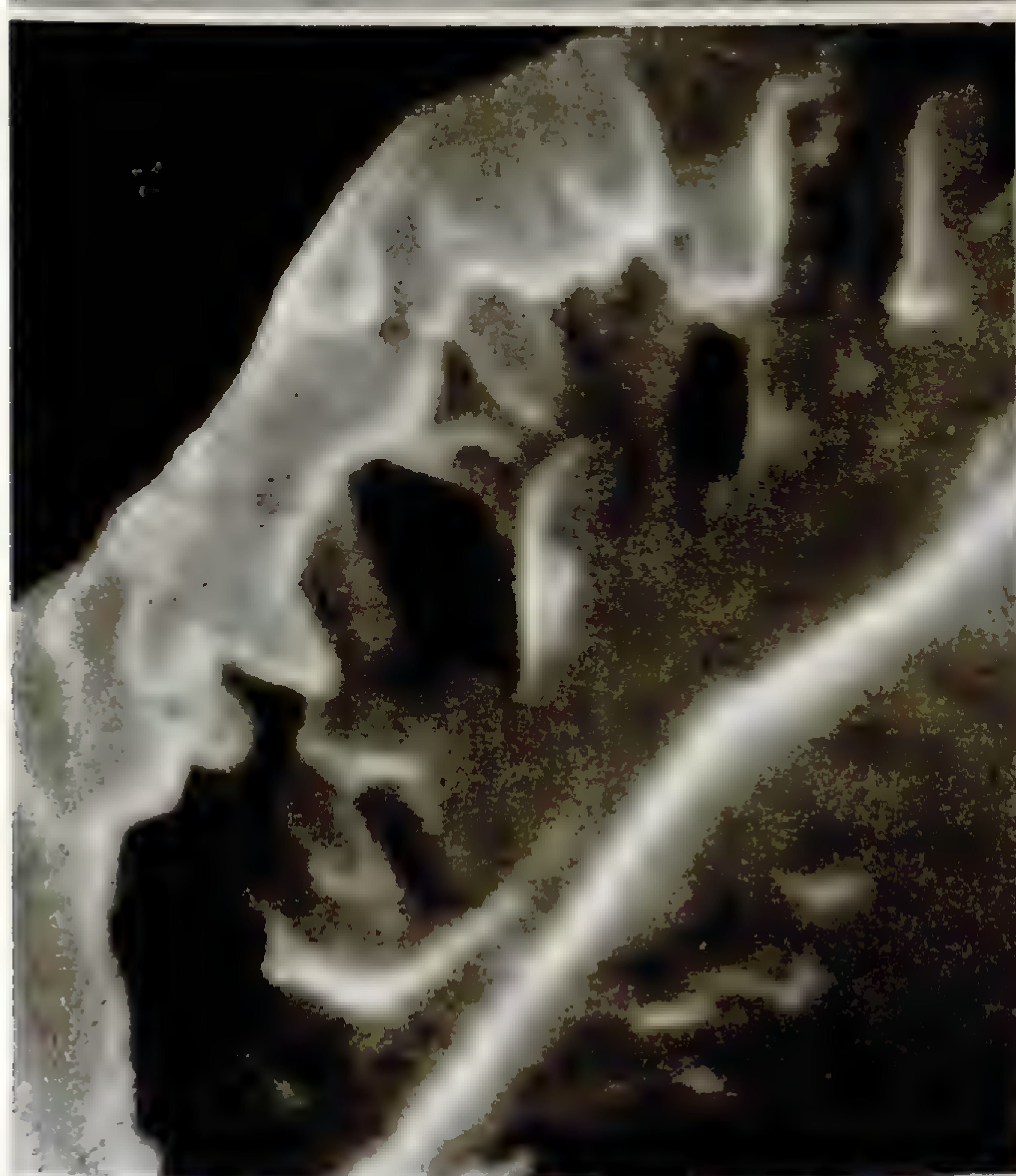
1 — *Peucedanum kerstenii* (G × 20 000).
2 — *Peucedanum kerstenii* (G × 10 000).
3 — *Peucedanum litorale* (G × 24 000).
4 — *Peucedanum litorale* (G × 11 000).
5 — *Peucedanum paucifolium* (G × 21 000).
6 — *Peucedanum ruthenicum* (G × 22 000).











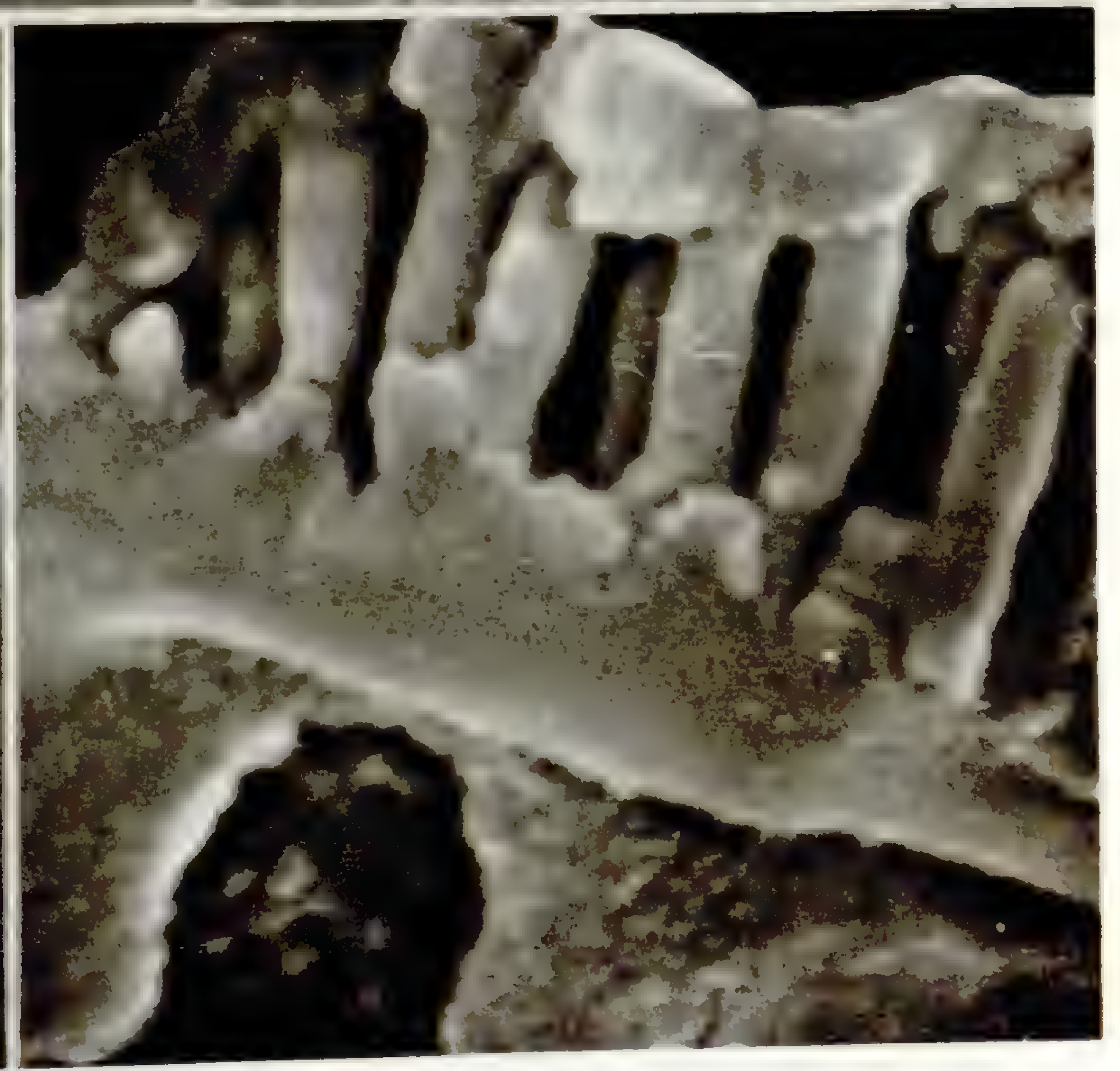
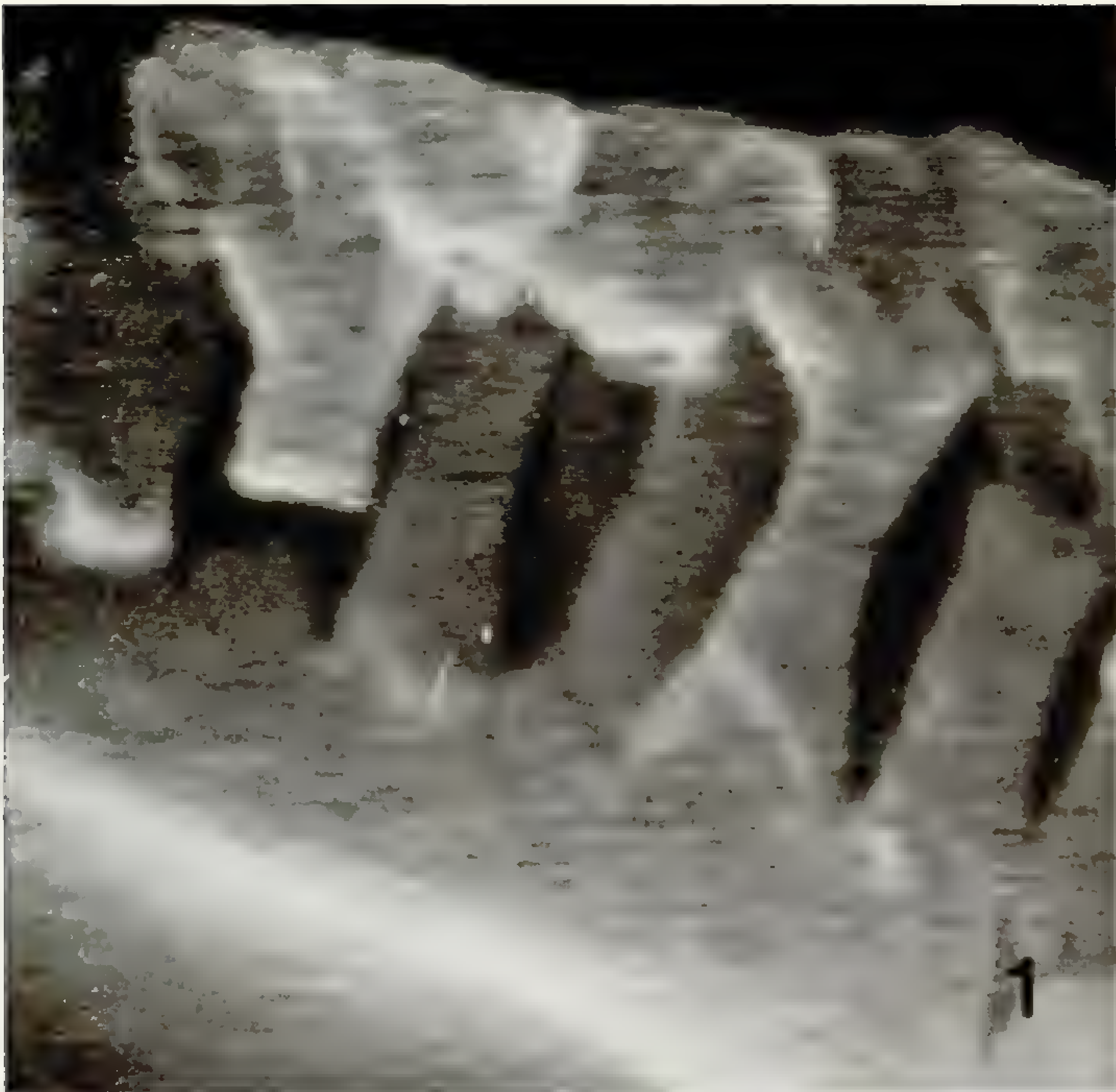
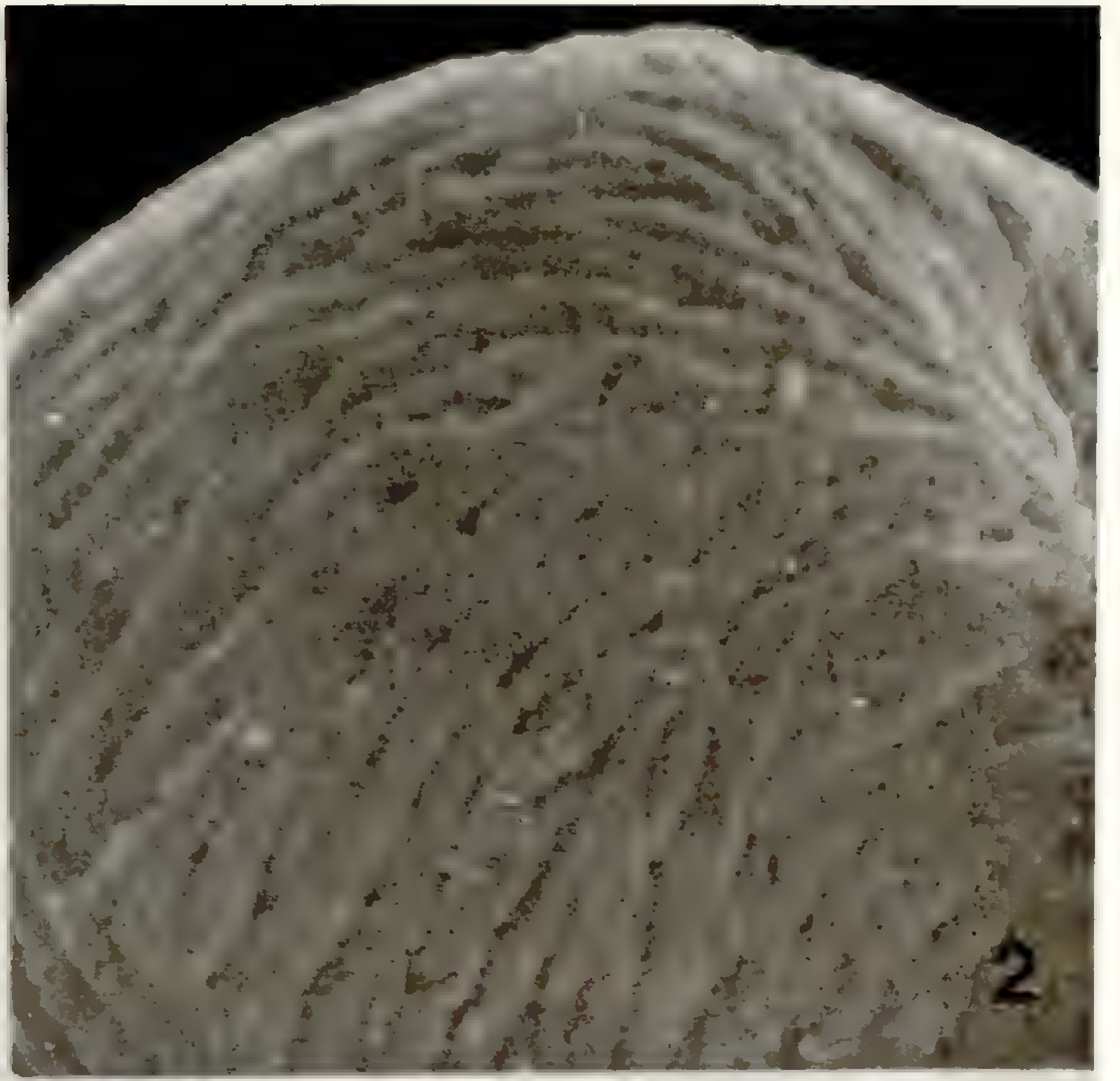


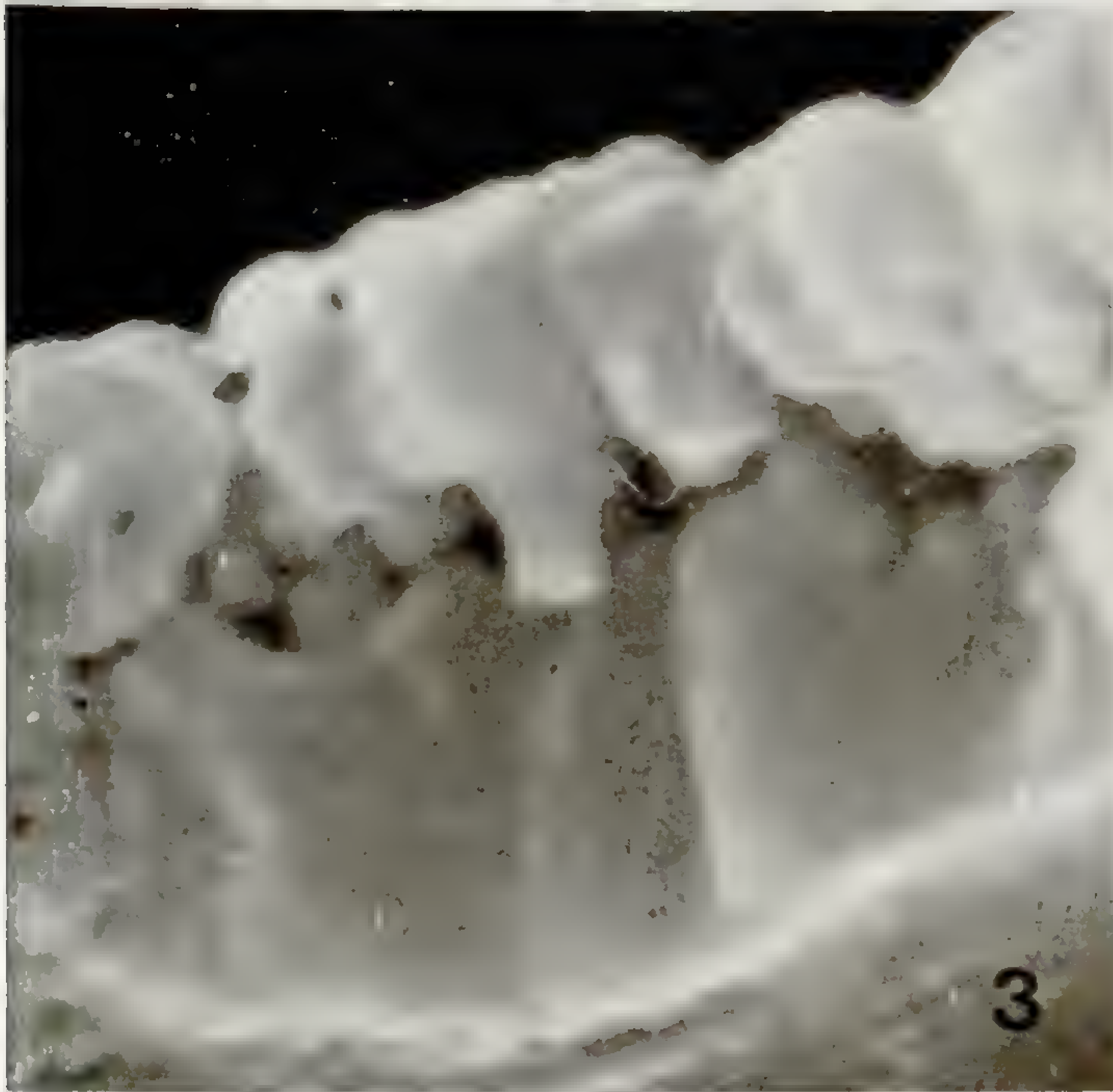
PLANCHE I

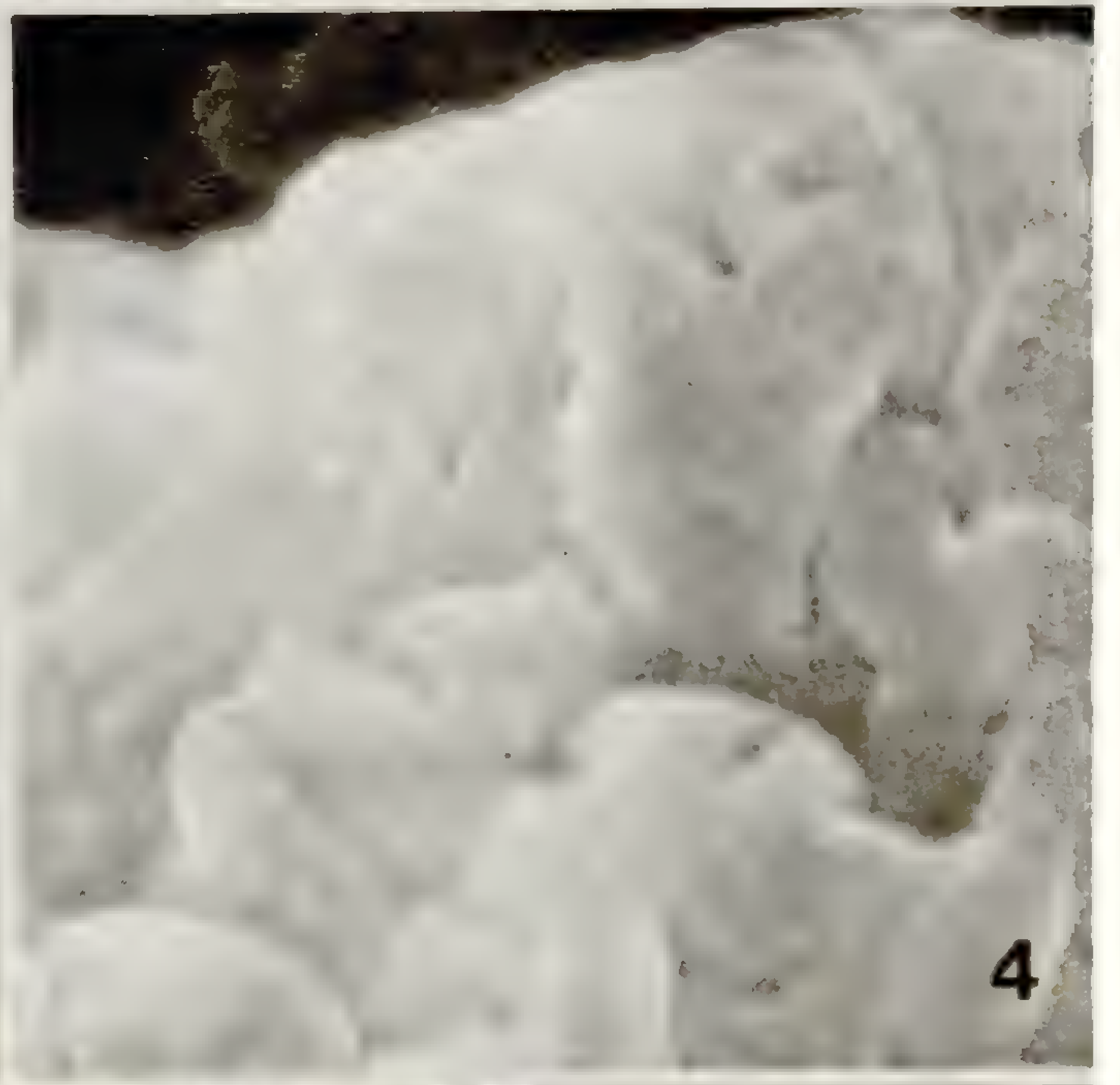
PLANCHE II

1 — *Peucedanum schottii* (G × 24 000).
2 — *Peucedanum schottii* (G × 12 000).
3 — *Peucedanum lancifolium* (G × 24 000).
4 — *Peucedanum lancifolium* (G × 23 000).
5 — *Peucedanum palustre* (G × 20 000).
6 — *Peucedanum palustre* (G × 11 000).









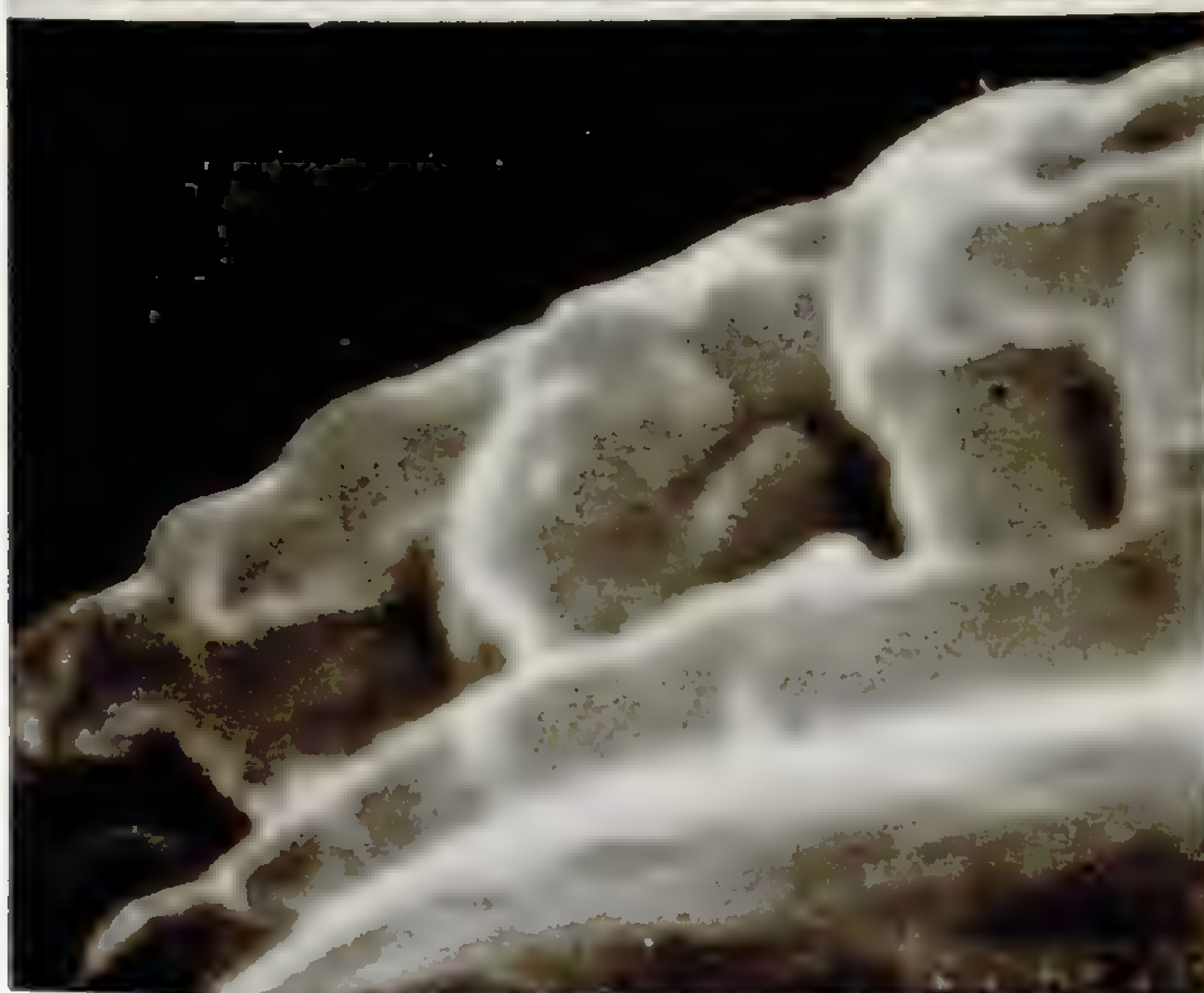
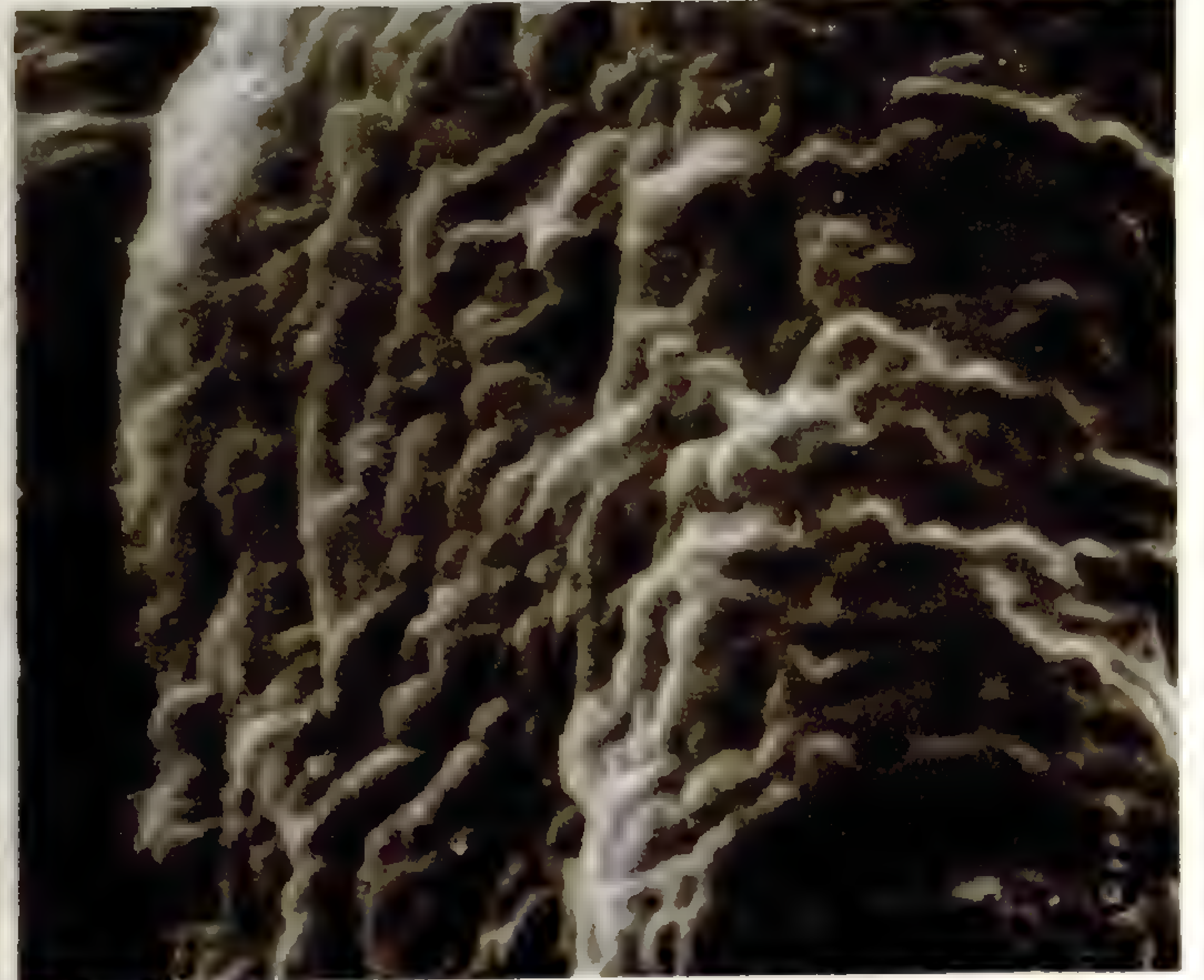
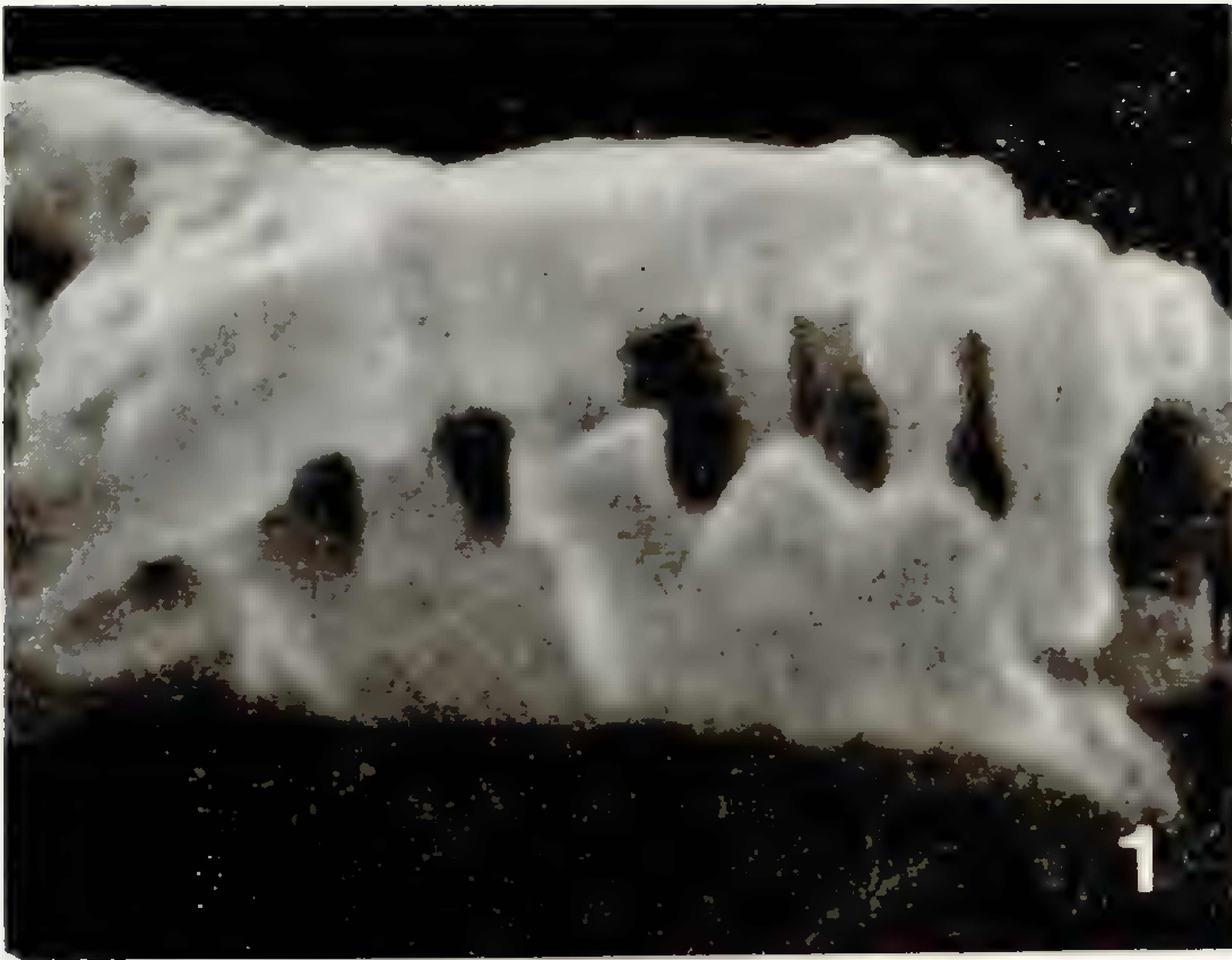



PLANCHE II

PLANCHE III

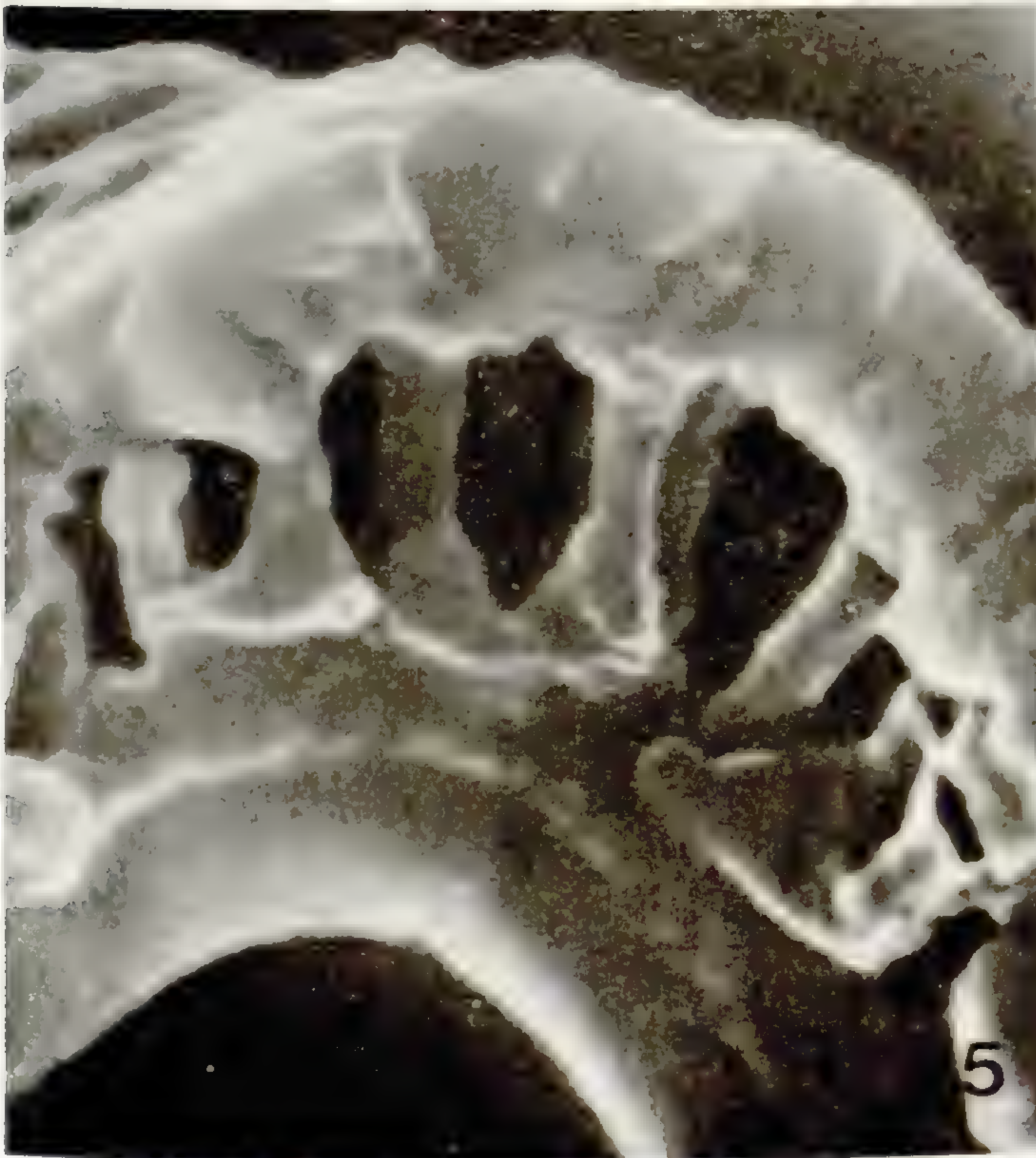
1 — *Peucedanum officinale* (G × 19 000).
2 — *Peucedanum officinale* (G × 22 000).
3 — *Peucedanum paniculatum* (G × 21 500).
4 — *Peucedanum paniculatum* (G × 11 000).
5 — *Peucedanum* sp. Montalba (G × 22 000).
6 — *Peucedanum* sp. Montalba (G × 11 000).











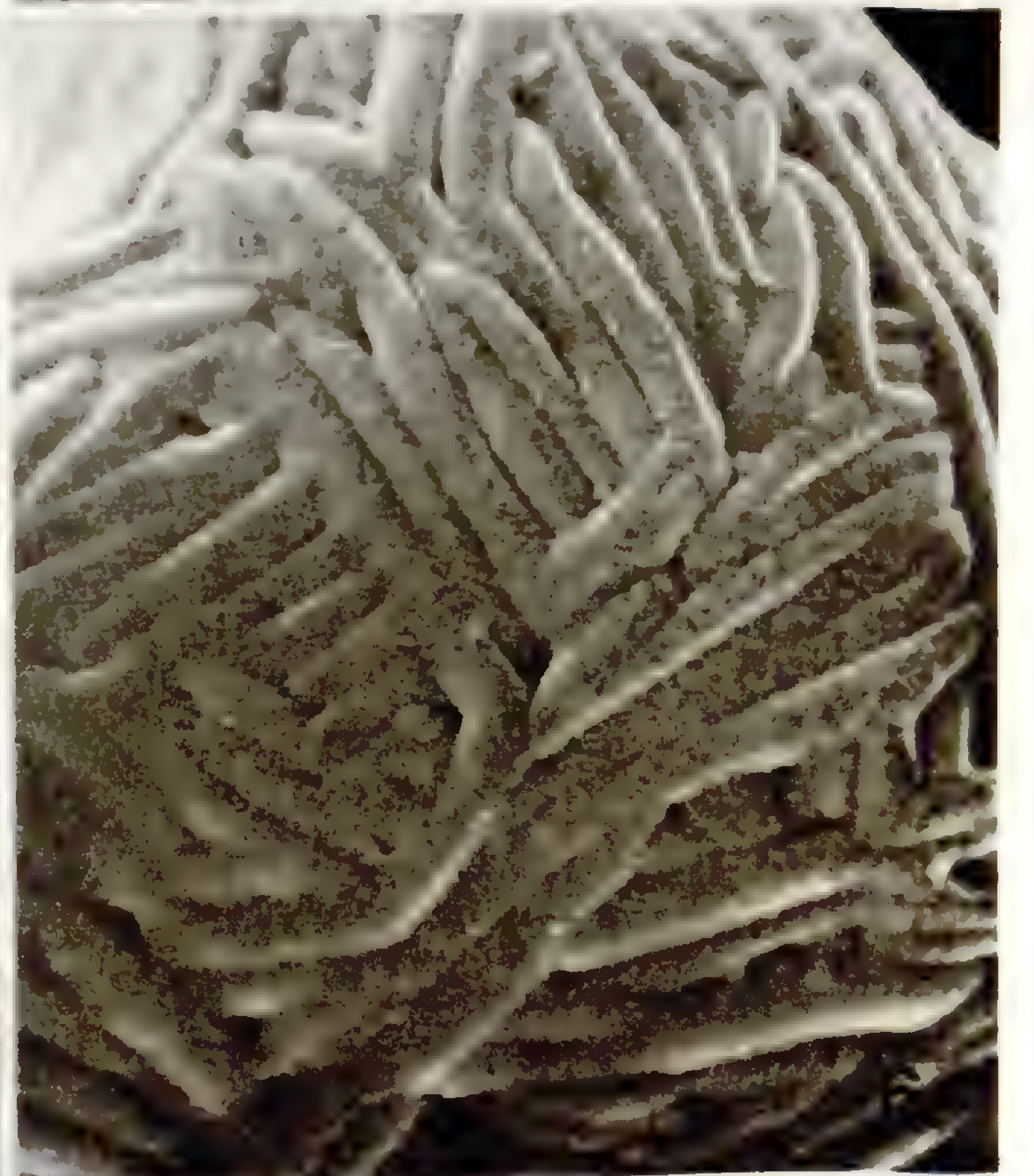


PLANCHE III

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, nº 3 : 279-292.

La morphologie florale des espèces françaises de *Peucedanum* (Umbelliferae) en liaison avec leur écologie et leur palynologie

par Jean-Pierre Reduron *

Résumé. — Les Ombellifères ont, de tout temps, été classées selon les caractères de leurs fruits. Cette préséance du fruit a conduit à laisser dans l'ombre bien d'autres organes, trop succinctement décrits, voire délaissés. C'est le cas des fleurs des Ombellifères qui, loin d'être uniformes, présentent une diversité nette, surtout marquée au niveau des pétales. Dans le présent travail, les espèces françaises du genre *Peucedanum* L. ont été étudiées sous l'angle de leur morphologie florale, parallèlement aux recherches de M. Nigaud en palynologie. Les vingt-neuf caractères distinctifs retenus permettent de mener des comparaisons : entre quatre taxons affins du groupe *P. officinale* L., entre des espèces hygrophiles, montagnardes, méditerranéennes. Chaque comparaison est mise en parallèle avec les résultats de M. Nigaud au niveau palynologique, de manière à aborder les liaisons palynologie — morphologie florale — écologie.

Abstract. — *The floral morphology of the french species of* Peucedanum (*Umbelliferae*) *in relation with ecology and palynology.* — At the blooming stage, the Umbelliferae show many distinctive characters, although they were always classified according to their fruits. The floral morphology of the french species of *Peucedanum* are studied in parallel with the palynological work of M. Nigaud. Twenty-nine distinctive floral characters permit the following comparisons between the closely four related taxa of *Peucedanum officinale* L., and between hygrophilous, mountain and mediterranean species. Relations between palynology — floral morphology — ecology are discussed.

Les Ombellifères ont, de tout temps, été classées selon les caractères de leurs fruits. Ceci a été clairement mis en évidence par les études de Constance (1971) qui indiquent la succession des classifications de cette famille. Cette préséance du fruit a conduit à laisser dans l'ombre bien d'autres organes qui, néanmoins, n'étaient pas dénués d'intérêt taxonomique.

Cerceau-Larrival (1962) a prouvé toute l'importance du pollen et de la plantule au cours d'une vaste étude réalisée au niveau de la famille. Ces travaux furent suivis et confirmés par de nombreux autres s'attachant surtout à l'aspect palynologique : Cerceau-Larrival (1963, 1965, 1967, 1971, 1973) ; Cerceau-Larrival et Derouet (1975) ; Cerceau-Larrival et Roland-Heydacker (1976, 1978) ; Hideux et coll. (1978) ; Nigaud (1970, 1975, 1978) ; Pardo (1978) ; Van der Pluym et Hideux (1977). Parmi ceux-ci,

* *Laboratoire de Palynologie de l'ÉPHÉ, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.*

il faut noter les recherches de M. Nigaud concentrées sur le genre *Peucedanum*. Guyot (1966) a démontré l'intérêt des types stomatiques.

Mais toutes ces études modernes, s'ajoutant aux descriptions détaillées des fruits, laissaient encore de côté les fleurs des Ombellifères qui, loin d'être uniformes, présentent une diversité nette, surtout marquée au niveau des pétales. Leur étude avait pourtant été suggérée par plusieurs auteurs : Tournefort (1694) avait proposé l'utilisation des caractères du calice et de l'inflorescence, P. Cusson (*in* Jussieu, 1783), des caractères du pétale, Hoffmann (1814, 1816), des caractères de la corolle et du stylopode. Plahn (1933) avait également insisté sur le bien-fondé de l'intégration des caractères floraux dans les classifications. Malgré tout cela, ces propositions ne furent appliquées que récemment. Les travaux de Bell (1971, 1976, 1977, 1978) mettent en évidence la diversité des Ombellifères en ce qui concerne leur morphologie et biologie florales. D'autres études s'attachent aussi en partie à l'aspect floral : Froebe (1964, 1971) ; Magin (1978) ; Theobald (1971). Dans de précédents travaux (Reduron, 1978), l'importance des caractères floraux en taxonomie avait été analysée, surtout en ce qui concerne le pétale. Une première liste de caractères distinctifs du pétale avait été dressée.

Le présent travail a eu pour objet l'étude des fleurs chez les espèces françaises de *Peucedanum* dans le but de faire ressortir leurs caractères distinctifs, ensuite, au niveau de quelques taxons choisis pour leur écologie, de discuter, à l'aide des résultats palynologiques de M. Nigaud, des relations palynologie — morphologie florale — écologie.

Les fleurs des *Peucedanum* français

Treize espèces de *Peucedanum* croissent sur le territoire français. Leurs ombelles, produites en été, portent à leur périphérie des fleurs hermaphrodites, légèrement plus grandes que les fleurs centrales qui sont mâles. La dissection de ces fleurs mâles et hermaphrodites a été exécutée pour chaque espèce sur plusieurs échantillons soigneusement redéterminés. Ont été également analysés, en complément, deux taxons appartenant au groupe de *P. officinale* L., à savoir le *P. stenocarpum* Boiss. et Reut. d'Espagne signalé en France, ainsi qu'une plante d'identité douteuse provenant de Montalba (Pyrénées-Orientales).

Ces dissections ont montré combien les fleurs des *Peucedanum*, sous leur apparente uniformité, sont différentes les unes des autres. Les caractères distinctifs qui réalisent ces différences, regroupés dans le tableau I, sont répartis comme suit selon les pièces.

— Le calice (1 caractère) : le calice présente un seul caractère distinctif, son contour général (*cf.* tabl. II) ; en effet, sa coloration et sa pilosité ne varient pas chez les *Peucedanum*.

— Le pétale (23 caractères) : il faut rappeler que, chez de nombreuses Ombellifères, les pétales des fleurs de la périphérie des ombelles sont sensiblement plus développés que ceux des fleurs du centre. Nous retrouvons ce phénomène chez les *Peucedanum*, mais de façon moins accentuée que chez certains autres genres tels que *Heracleum*, *Orlaya*, *Artedia*. Les pétales des fleurs mâles du centre ont une morphologie différente selon les espèces, tout comme ceux des fleurs périphériques ; nous trouvons sur chacun d'eux 11 caractères distinctifs. Ceux-ci s'adressent, non seulement à l'aspect d'ensemble du pétale, mais aussi

à la morphologie particulière de certaines de ses parties. En effet, les pétales des *Peucedanum*, à l'instar de nombreuses Ombellifères, sont enroulés sur eux-mêmes et présentent un lobe médian réfléchi de forme variable (*cf.* tabl. III) ; leur apex est diversement échancré, leur base plus ou moins pédiculée. La nervure centrale du pétale se développe en carène axiale ou même quelquefois en véritable cloison qui soude entre eux la partie interne du pétale et le lobe médian réfléchi (*cf.* tabl. III). Ce sont autant de particularités morphologiques, différemment représentées sur les pétales du centre ou de la périphérie des ombelles, qui font du pétale le porteur d'un grand nombre de caractères distinctifs (*cf.* tabl. I). S'ajoute aux caractères spécifiques des deux types de pétales, un caractère commun : la coloration qui est toujours identique du centre de l'ombelle jusqu'à sa périphérie.

Tableau I. — Morphologie florale des *Peucedanum*. Caractères distinctifs selon les pièces.

PIECES	CARACTERES	
Calice (1 caractère)	. contour général	se reporter aux illustrations du tableau 2
Pétale des fleurs du centre de l'ombelle (11 caractères)	. longueur totale . largeur totale . longueur du lobe médian réfléchi . largeur du lobe médian réfléchi . profondeur de l'échancrure . contour général . morphologie de l'échancrure	
	. morphologie du lobe médian réfléchi . nervation . apex du lobe médian réfléchi . base du pétale	tableau 3
Pétale des fleurs de la périphérie de l'ombelle (11 caractères)	. longueur totale . largeur totale . longueur du lobe médian réfléchi . largeur du lobe médian réfléchi . profondeur de l'échancrure . contour général . morphologie de l'échancrure	se reporter aux illustrations du tableau 2
	. morphologie du lobe médian réfléchi . nervation . apex du lobe médian réfléchi . base du pétale	tableau 3
Pétale (1 caractère commun aux deux types)	. coloration	
Étamine (1 caractère)	. coloration des anthères	
Styles et stylopodes (4 caractères)	. contour général du stylopode . forme du stylopode . débordement du stylopode . dynamique des styles	se reporter aux illustrations du tableau 4

TABLEAU II. — Caractères distinctifs du calice et des pétales.

A : BOURRELET PEU MARQUÉ
B : TRIANGLE POINTU
C : TRIANGLE TRONQUÉ

CCG : CALICE CONTOUR GENERAL du SEPALE

PETALES : MENSURATIONS et RAPPORTS

PLL ALL
PLE RLE
PLR RLR

LONGUEUR PLO, RLO
LARGEUR PLA, RLA
LONGUEUR LOBE MEDIAN
PROFONDEUR ECHANCRURE
LARGEUR LOBE MEDIAN

PETALES : CONTOUR GENERAL

A : OVALE
B : SUBORBICULAIRE
C : OBOVALE
D : ELLIPTIQUE TRANSVERSE
E : ELLIPTIQUE LONGITUDINAL

PCG, RCG

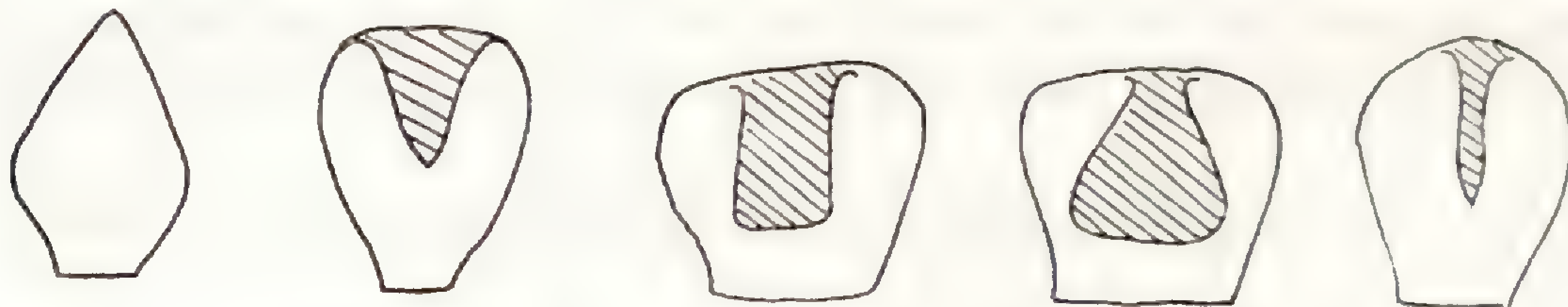
PETALES : ECHANCRURE
PEC, REC

A : NULLE ou TRÈS FAIBLE
B : LARGE

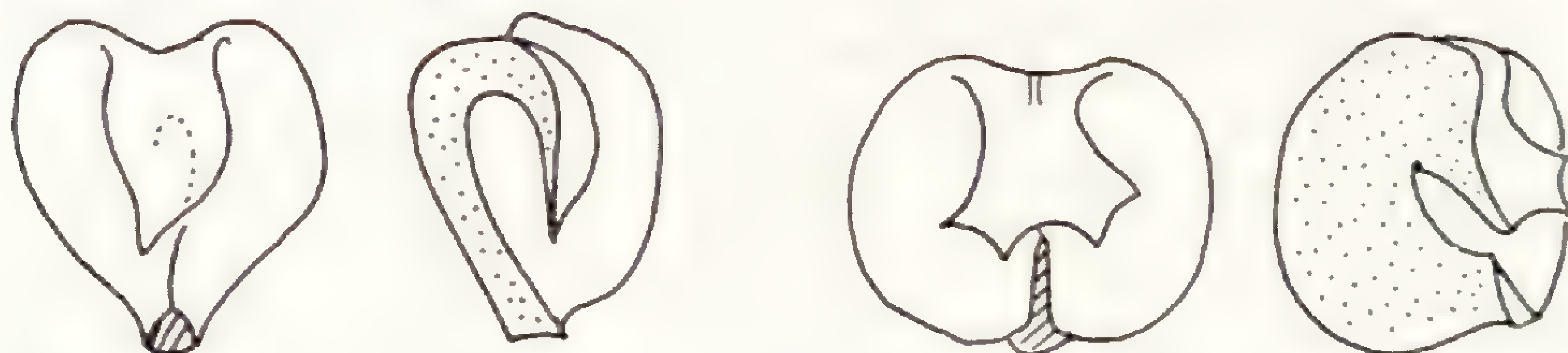
C : NETTE en V ou U
D : ÉTROITE voire REFERMÉE

TABLEAU III. — Caractères distinctifs des pétales.

PETALES : LOBE MEDIAN PLM, RLM



A : NUL B : SUBTRIANGULAIRE D : SUBRECTANGULAIRE E : OBTRIANGULAIRE F : ETROIT



A : CARÈNE AXIALE B : CLOISON AXIALE INDIVIDUALISANT 2 LOGES

PETALES : NERVATION : DEVELOPPEMENT D'UNE CLOISON PNE, RNE



A : POINTE SIMPLE REPLIEE OU NON B : ECHANCRURE avec REPLI OU NON C LOBATION

PETALES : APEX DU LOBE MEDIAN REFLECHI. PAL, RAL







A : SESSILE B : LEGÈREMENT PÉDICULÉE C : NETTEMENT PÉDICULÉE

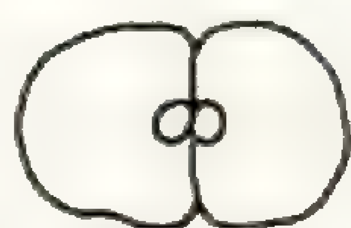
PETALES : BASE PBA, RBA

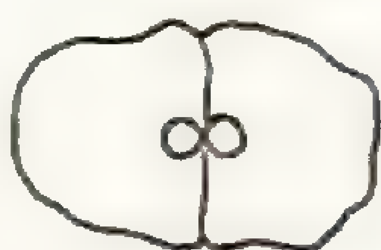
— L'étamine (1 caractère) : la coloration des anthères est variable chez les *Peucedanum* puisqu'elle passe du blanc pur au jaune, puis au vert franc avec de nombreuses teintes intermédiaires.

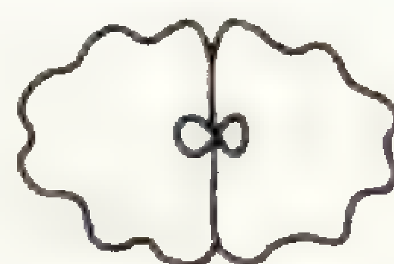
— Les styles et le stylopode (4 caractères). Les Ombellifères présentent à la base des styles un disque nectarifère. Cette pièce, appelée stylopode, a une forme variable. Trois caractères distinctifs ont été retenus sur cette pièce. Les styles diffèrent par leur mode de croissance : ils sont directement dressés ou d'abord repliés entrecroisés (*cf.* tabl. IV).

Tableau IV. — Caractères distinctifs du stylopode et des styles.

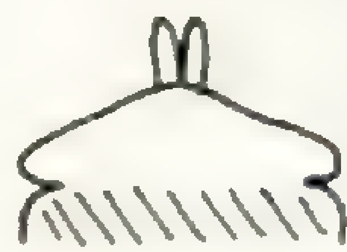
STYLOPODE : CONTOUR GENERAL SCG


A : ENTIER

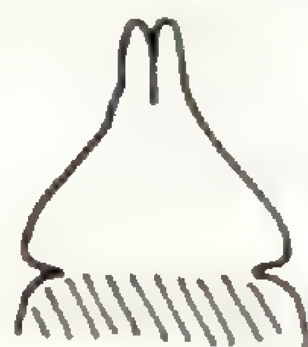

B : UN PEU LOBÉ


C : LOBÉ


A : DISQUE PLAT


B : CÔNE OBTUS APLATI

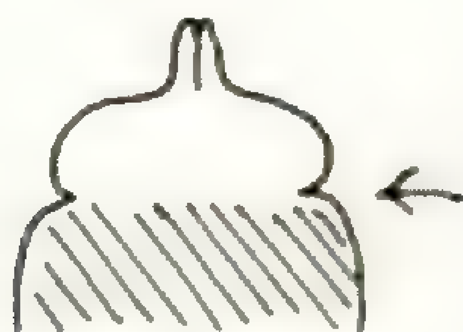

C : CÔNE DROIT

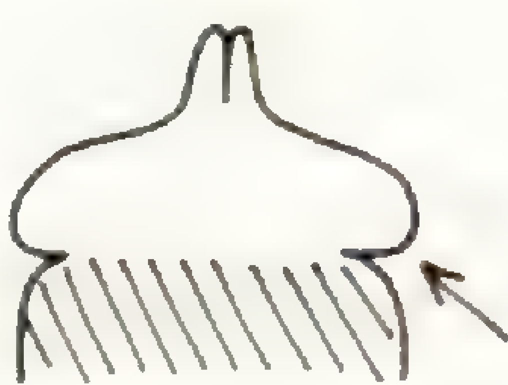

D : CÔNE AIGU

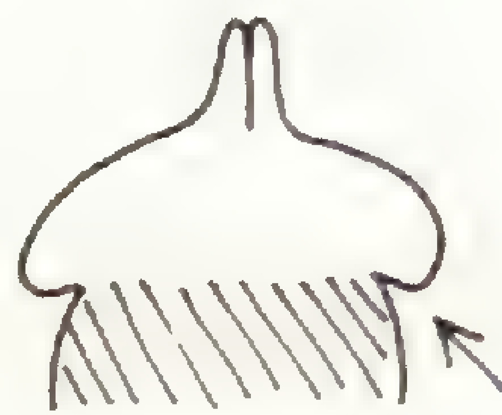

E : HEMISPHERIQUE BOMBÉ

STYLOPODE : FORME SFO

STYLOPODE : DEBORDEMENT SDE


A : NUL


B : LEGER


C : NET

DYNAMIQUE DES STYLES SDE


A : STYLES REPLIÉS ENTRECROISÉS puis ECARTÉS-DRESSÉS.


B : STYLES DIRECTEMENT ECARTÉS-DRESSÉS

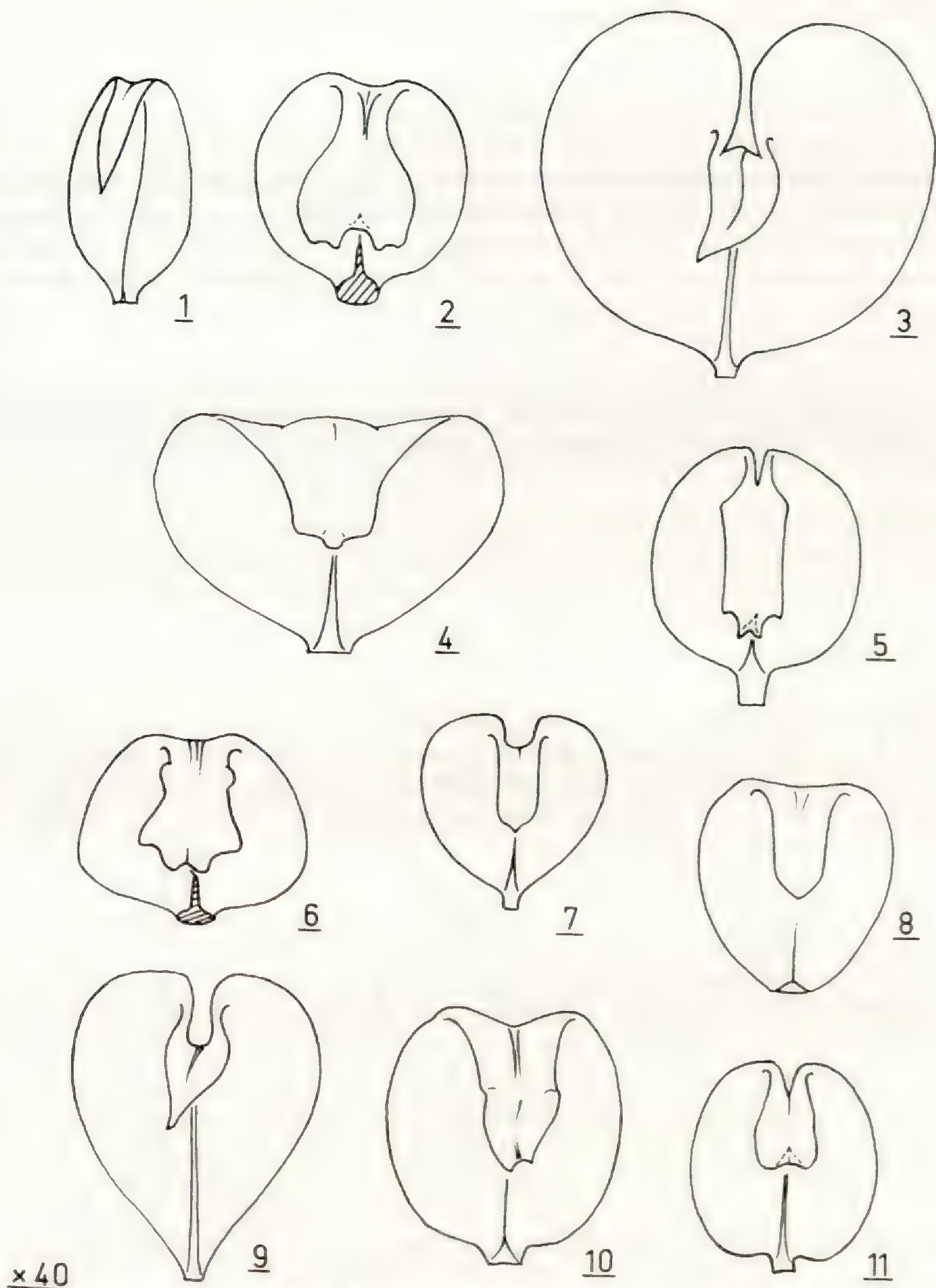


Fig. 1. — Morphologie des pétales des Peucédans français : 1, pétale du centre de l'ombelle, appartenant à une fleur mâle de *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch ; 2-11, pétales de la périphérie des ombelles provenant de fleurs hermaphrodites : 2, *P. paniculatum* Loisel. ; 3, *P. austriacum* (Jacq.) Koch ; 4, *P. oreoselinum* (L.) Moench. ; 5, *P. venetum* (Sprengel) Koch ; 6, *P. stenocarpum* Boiss. et Reut. ; 7, *P. palustre* (L.) Moench. ; 8, *P. lancifolium* Lange ; 9, *P. ostruthium* (L.) Koch ; 10, *P. gallicum* Latourr. ; 11, *P. schottii* Besser.

Le tableau I relève les 29 caractères distinctifs qui ont été observés chez toutes les espèces du territoire français. D'autres caractères ont été remarqués de façon partielle au cours d'observations sur le terrain. Ce sont : l'odeur des fleurs, la coloration du pollen et du stylopode, le mode de déroulement des étamines, l'aspect compact ou lâche des ombelles.

Taxonomie : L'examen des fleurs des *Peucedanum* français par l'observation des caractères précités montre que les treize espèces considérées ont toutes une morphologie florale différente. Certaines espèces s'individualisent par leur morphologie particulière : *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch montre des fleurs attractives pourvues de grands pétales périphériques d'un blanc pur (fig. 1 : 3), tandis qu'à l'opposé *P. paniculatum* Loisel possède de petites fleurs enroulées sur elles-mêmes, jaunâtres (fig. 1 : 2). *P. oreoselinum* (L.) Moench. se démarque par ses pétales périphériques bien plus larges que longs (fig. 1 : 4) et par son mode de croissance des styles. *P. venetum* (Sprengel) Koch a un pétale périphérique pédiculé, étroitement échancré et présentant un lobe médian réfléchi à apex découpé. Cette espèce est, du point de vue floral, différent de *P. alsaticum* Vill. dont il est parfois considéré comme sous-espèce.

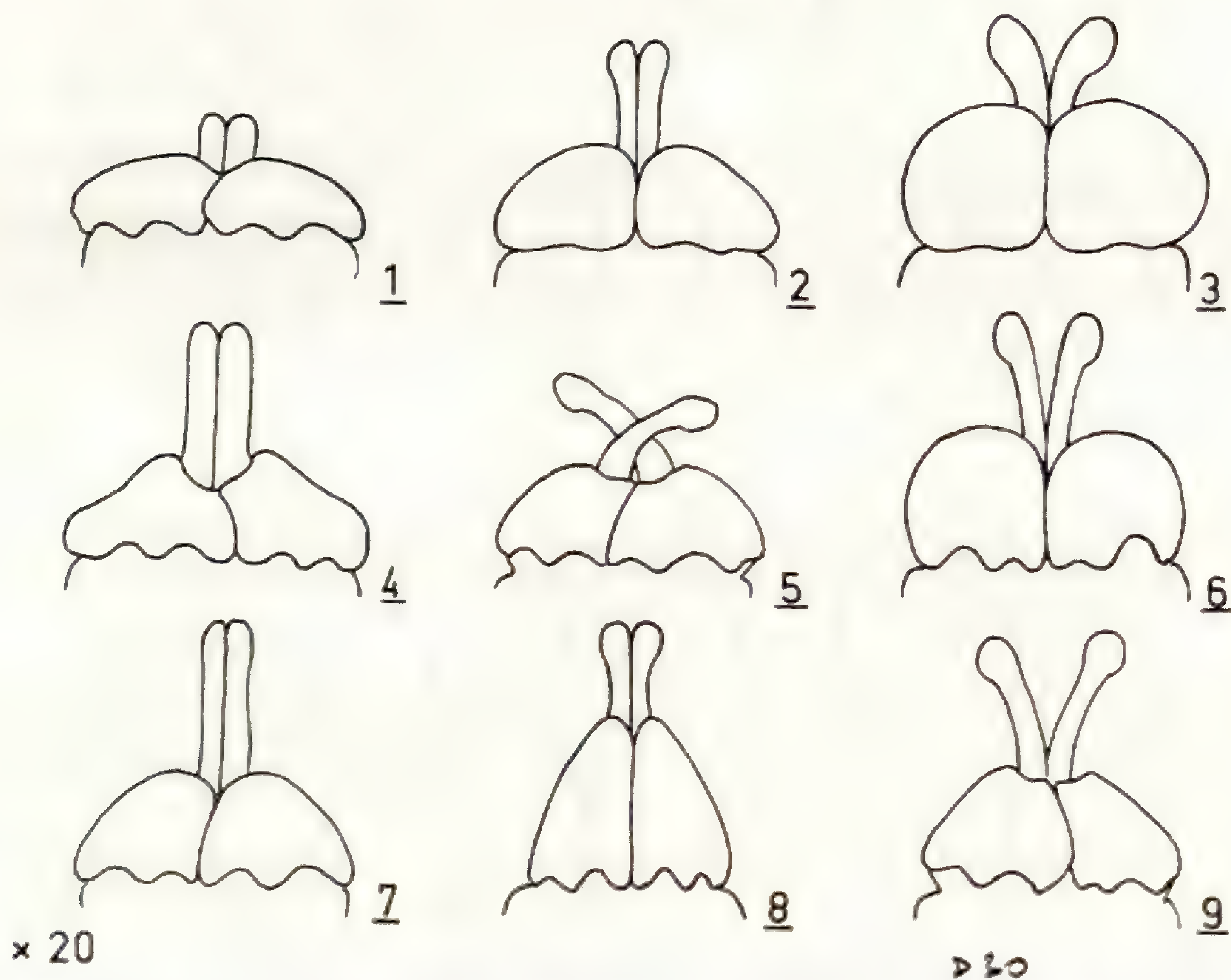


Fig. 2. — Morphologie des stylopodes des Peucédans français : 1, *Peucedanum palustre* (L.) Moench. ; 2, *P. lancifolium* Lange ; 3, *P. austriacum* (Jacq.) Koch ; 4, *P. venetum* (Sprengel.) Koch ; 5, *P. oreoselinum* (L.) Moench. ; 6, *P. ostruthium* (L.) Koch ; 7, *P. schottii* Besser ; 8, *P. paniculatum* Loisel. ; 9, *P. gallicum* Latourr.

Écologie et Palynologie

Ce travail ayant été mené de pair avec l'examen palynologique de M. Nigaud, il a paru intéressant de comparer les résultats obtenus en palynologie avec ceux issus de l'analyse florale. Pour cela, ont été choisies quelques espèces en fonction de leur écologie. Il s'agit des *Peucedanum* du groupe *officinale*, de deux espèces hygrophiles, de deux espèces montagnardes et de deux espèces méditerranéennes.

Le groupe de *Peucedanum officinale* L.

Ce groupe est constitué des taxons suivants : *P. officinale* L. dont l'aire fragmentée s'étend à peu près sur tout le territoire ; *P. paniculatum* Loisel qui est un endémique corse ; *P. stenocarpum* Boiss. & Reut. en principe limité à la Péninsule ibérique, mais dont on suppose la présence dans les Corbières ; enfin, une population de plantes des Pyrénées-Orientales à Montalba qui ont été rapportées successivement aux trois espèces déjà nommées et dont l'identité est encore douteuse.

Du point de vue de la morphologie florale, ces plantes sont extrêmement affines. Elles possèdent un très grand nombre de caractères floraux en commun. Cependant, on peut dire que *P. officinale* L. montre une morphologie florale plus variable que celle des autres taxons. Ceux-ci ont des morphologies nettement plus particulières, tendant à l'enroulement de la fleur. L'échantillon provenant de Montalba est indistinct de *P. stenocarpum* en morphologie florale.

L'espèce *P. officinale* L., qui possède la plus grande aire de distribution et la plus forte amplitude écologique (elle croît aussi bien dans les terrains frais que sur des substrats très xériques mais, dans les deux cas, toujours avec fort ensoleillement), présente une morphologie variable. Par contre, *P. paniculatum* et *P. stenocarpum*, à aire plus restreinte et écologie plus stricte (faciès xériques uniquement), ont des caractères floraux moins variables mais plus compliqués, s'éloignant nettement du type courant des *Peucedanum* par une tendance à l'enroulement de la fleur ; cette tendance se caractérise notamment par la courbure des pétales en cuiller cloisonnée, le développement d'un lobe médian réfléchi appliqué sur le stylopode, la coloration plus verte des pièces, le caractère aigu du stylopode. Ce « refermement » de la fleur sur elle-même pourrait être considéré, dans ce cas précis, comme une adaptation aux conditions xériques, mais il faut noter que d'autres espèces de *Peucedanum* croissant dans les mêmes conditions ne la présentent pas. Du point de vue palynologique, la position respective de ces taxons est tout à fait similaire : *Peucedanum officinale* se caractérise par une morphologie beaucoup plus simple du tectum, tandis que *P. stenocarpum* et *P. paniculatum* élaborent un tectum complexe nettement plus particulier que celui de *P. officinale.*

Dans le cas précis des *Peucedanum* du groupe *officinale*, l'étude de la morphologie florale confirme les résultats palynologiques. A l'aide de ces deux résultats convergents, il est permis de penser que l'aire fragmentée de l'espèce *officinale* donne naissance à des écotypes distincts, dont le représentant insulaire corse est le plus individualisé.

Deux espèces hygrophiles

Peucedanum lancifolium Lange et *P. palustre* Moench sont deux espèces taxonomiquement éloignées mais écologiquement proches : ce sont deux hygrophytes qui croissent dans les marais ; la première est une espèce atlantique localisée dans les prairies humides proches de l'océan ; la seconde, bien plus continentale, est surtout présente dans le nord et l'est de la France.

Les caractères floraux de ces deux plantes présentent de réelles affinités : les pétales centraux des fleurs mâles sont simples et tout à fait identiques ; les pétales de la périphérie des ombelles sont également assez simples quoique plus échancrés chez *P. palustre* ; les stylopodes sont assez plats, un peu plus bombés mais moins lobés chez *P. lancifolium* ; leurs anthères de couleur verte se distinguent de celles des autres *Peucedanum* qui sont blanches ou jaunes. La distinction des deux espèces au stade floral s'appuie surtout sur le calice, la coloration des pétales et, partiellement, les stylopodes. Les deux espèces considérées sont peu diversifiées du point de vue floral et présentent de nettes affinités.

L'étude palynologique confirme la simplicité des caractères de ces deux espèces, qualité rencontrée à plusieurs reprises chez des plantes du milieu aquatique.

Deux espèces montagnardes

Peucedanum ostruthium Koch et *Peucedanum austriacum* (Jacq.) Koch sont deux espèces des montagnes. La première est répandue sur toutes les chaînes françaises dans les prairies d'altitude. La seconde ne se trouve qu'en Haute-Savoie dans les coteaux boisés. Ces deux espèces se distinguent nettement des autres *Peucedanum* français par leurs caractères floraux. Les pétales périphériques sont sensiblement élargis ; ils sont plats et profondément échancrés. Les stylopodes du type hémisphérique sont presque identiques. Les fleurs sont d'un blanc pur ou parfois roses.

Cette morphologie florale particulière chez les *Peucedanum* va dans le sens de l'étalement de la fleur et de son élargissement à la périphérie. Cette disposition doit conférer à la plante une possibilité d'attraction accrue vis-à-vis des insectes visiteurs ; mais ceci reste à vérifier sur le terrain. Ces convergences morphologiques, peut-être dues à un habitat semblable, ne font pas oublier l'éloignement taxonomique des deux espèces traduit par des caractères bien différents au niveau du pétale central des ombelles et du calice.

Si l'apport palynologique accuse les différences taxonomiques entre les deux espèces, la morphologie florale n'infirme pas ce résultat, car les deux plantes se rapprochent surtout par leur égal éloignement vis-à-vis du reste des *Peucedanum* ; mais elles conservent malgré cela quelques caractères floraux significativement différents. On ne trouve pas en palynologie, chez ces deux espèces, d'éléments morphologiques communs liés au caractère montagnard.

Deux espèces méditerranéennes

Peucedanum schottii Besser ex DC. est une espèce rare des coteaux arides de l'Aude et des Alpes-Maritimes. *Peucedanum venetum* Koch, également méditerranéen, occupe des lieux boisés assez frais depuis les Alpes-Maritimes jusqu'aux Pyrénées-Orientales. Les deux espèces montrent une morphologie florale assez voisine pour l'aspect général

(colorations, pétales orbiculaires, stylopodes identiques) mais avec de nombreuses différences de détail. Alors que *Peucedanum schottii* présente la morphologie florale courante des *Peucedanum*, *Peucedanum venetum* s'en éloigne plus franchement par une complication des caractères floraux, dans un sens d'ailleurs très différent de *Peucedanum paniculatum* Loisel également méditerranéen (*cf. supra*).

Il n'est pas possible de dégager des caractères floraux liés aux espèces méditerranéennes, ceux-ci semblant plutôt reliés à la biologie florale et à la taxonomie qu'au climat. L'apport palynologique est ici en désaccord avec la morphologie florale, car *Peucedanum schottii* présente un tectum hautement organisé, tandis que *Peucedanum venetum* répond à un type beaucoup plus simple.

La morphologie florale des *Peucedanum* s'est diversifiée en quatre directions : l'enroulement de la fleur (type *paniculatum*), l'étalement et l'attractivité de la fleur (en montagne type *austriacum*, et en plaine type *oreoselinum*), l'étalement avec attractivité faible (type *venetum*). Les hygrophytes présentent des caractères morphologiques simples. Les orophytes se distinguent par une morphologie florale particulière. Les méditerranéennes semblent plus diversifiées.

Les études palynologiques et florales sont concordantes dans l'analyse du groupe *officinale* et sur la simplicité des caractères chez les hygrophytes. Elles divergent sur les caractères liés aux orophytes, ainsi que sur l'analyse des espèces méditerranéennes. Ces concordances et divergences ne doivent pas étonner : il est, en effet, assez fréquent d'observer des espèces cumulant des caractères simples voire archaïques et d'autres hautement diversifiés ou spécialisés. Ceci établit bien le caractère des Ombellifères : une famille aux multiples facettes que seules des études pluridisciplinaires permettront de cerner.

Liste des échantillons étudiés

Peucedanum alsaticum L. : Isère : Fallavaux près Corps, montagnes de la Salette, coll. B. Verlot et Th. Delacour, 4-6.VIII.1869 (P.) — Charente-Maritime : Courçon d'Aunis, sentiers et clairières de la forêt de Benon, coll. A. Bouchon, 14.VIII.1926 (P). — Haut-Rhin : Westhalten, colline du Lutzelberg, coll. J. P. Reduron, 21.VIII.1979 (coll. pers.). — Haut-Rhin : Hirtzfelden, orée de forêt, coll. J. P. Reduron, 1973. 08.29-2 (coll. pers.).

Peucedanum austriacum (Jacq.) Koch : Haute-Savoie : Bellevaux, coll. Puget *in* herb. Grenier, 31.VII.1867 (P). — Haute-Savoie : La Clusaz, vallée des Aravis en face du mont Etalaz ; pente calcaire boisée, coll. André, *in* herb. Loret, 24.VIII.1883 (P). — Haute-Savoie : Saint-Jean-de-Tholome, au grand château ; endroits pierreux dans les broussailles (1 100 m), coll. P. Gave & C.SS.R., 26.VII.1889 (P). — Haute-Savoie : Saint-Jean-de-Tholome au Chatelet, coll. Gave et de Parceval, 24.VII.1890 (P). — Haute-Savoie : La Clusaz, vers la porte des Aravis, coll. E. G. Camus, VII.1902 (nº 1693) (P).

Peucedanum carvifolia Vill. : Indre : Châteauroux, bord de route entre Méobecq et Saint-Gault, coll. R. Dodin, 30.VII.1968 (coll. Nigaud). — Isère : montagne en dehors de Saint-Nizier, coll. Gaillet, 28.VIII.1852, *in* herb. Grenier (P). — Aude : Belcaire, camp de la Corba, coll. H. Loret, 2.VI.1858 (P). — Jura : mont de Champvaur, coll. Rouget, VIII.1851 (P).

Peucedanum cervaria Lapeyr. : Indre-et-Loire : Piégu près Ligueil (Loches), coll. J. Delaunay, 29.VIII.1858 (P). — Pyrénées-Orientales : Prades, bordure de fossé, alt. 600 m, coll. A. M. Cauwet, 17.IV.1960 (coll. Cauwet). — Vienne : forêt de Moullières, lande du Pinail, petits monticules, coll. J. P. Reduron, 1977. 08.02-2 (coll. pers.). — Alpes-Maritimes : Grasse, coll. Loret (P). — Seine-et-Marne : forêt de Fontainebleau, au mont Morillon, coll. G. Thuret, 19.VII. 1849 (P). — Saône-et-Loire : La Grisière près de Mâcon, coll. Parceval, 1867 (P). — Haut-

Rhin : Westhalten, colline du Lutzelberg, coll. J. P. Reduron, 21.VIII.1979 (coll. pers.). — Lot : Saliège près Montmurat en limite du Cantal, talus et fossé sur calcaire, coll. J. P. Reduron, 12.VIII.1979 (coll. pers.).

Peucedanum gallicum Latourr. : Rhône : Tassin, dans les bruyères, coll. C. Billot, VII-VIII.1858 (nº 994 bis) (P). — Loire : Saint-Étienne, bois de la Touillouse (600 m), coll. A. Legrand, 23.VII, VIII.1874, *in* herb. Schultz (P). — Hauts-de-Seine : bois de Meudon, coll. G. Hibon, VII.1904 (nº 1689) (P). — Indre-et-Loire : Couziers, près de Fontevraud, sous-bois à proximité d'un étang, terrain sableux, coll. J. P. Reduron, 1974. 08.21-1 (coll. pers.).

Peucedanum lancifolium Lange : Finistère : Landerneau : prairies humides en lisière des bois, coll. Thiebaut, 24.IX.1877 (nº 2080) (Soc. Dauphin. 1879) (P). — Loire-Atlantique : Saint-Lyphard, à Breca en grande Brière, coll. Dupont sans date (récolte récente ayant moins de dix ans) (coll. Nigaud).

Peucedanum officinale L. : Alpes-Maritimes : Nice, col de Brouis, coll. G. Thuret, 18.VIII.1861 (P). — Loire : Saint-Romain — Le Puy, prairies sèches de la plaine, coll. Legrand, VIII.1869 (P). — England : East Kent, whitstable, cliffs at Tankerton, slopes facing the sea, coll. Je Lonsley, 03.VIII.1930 (coll. Nigaud). — Haut-Rhin : Steinbach près Thann, rochers escarpés, coll. J. P. Reduron, 25.VIII.1979 (coll. pers.).

Peucedanum oreoselinum (L.) Moench. : Haut-Rhin : entre Belfort et le Valdoye, sables des alluvions modernes de la plaine, coll. Billot, 21.VIII.1851 (reçu Parisot) (nº 783) (P). — Hérault : Le Caylar, coll. Loret, fin VII.1874 (P). — Ariège : Foix, colline calcaire Saint-Sauveur, coll. J. P. Reduron, 27.VII.1976 (coll. pers.). — Hérault : Les Rives, plateau calcaire, coll. Cheron, VIII.1977 (coll. pers.). — Aveyron : Villefranche-de-Rouergue, coteaux schisteux dominant l'Aveyron à l'est de la ville, coll. J. P. Reduron, 31.VII.1979 (coll. pers.).

Peucedanum ostruthium (L.) Koch : Alpes de Savoie : au mont Vergy, coll. Bourgeau, 28.VIII. 1848 (P). — Piémont : Mont Cenis, taillis autour du lac, coll. Arvet-Touvet, Faure, Pellat, Perret, 10.VIII.1886 (nº 5248) (Soc. Dauphin.) (P). — Puy-de-Dôme : Mont Dore, sentier du Capucin, coll. L. Chevallier, 18.VIII.1890 (P). — Haute-Savoie : Mont Fleury (1 800 m). coll. Gave *in* herb. Camus, VII.1899 (P). — Isère : La Bérarde, rocailles humides (1 740 m), coll. Duclos, VII.1932 (P).

Peucedanum palustre (L.) Moench. : Moselle : Bitche, tourbières, marais, prairies, ... sur le grès vosgien, coll. Schultz, 22.VIII.1844 (nº 865) (P). — Ain : Les Echets, marais tourbeux, coll. Depallière, Fray, VII.1881 (nº 3736) (Soc. Dauphin.) (P). — Haut-Rhin : Wittelsheim, sables aux abords des terrils de potasse, coll. J. P. Reduron, 1974, 07.28-1 (coll. pers.). — Doubs : tourbières env. 2,25 km au sud-est de Frasne, coll. F. Badré, 16.VIII.1975 (nº 1747) (coll. pers.). — Haut-Rhin : Richwiller, forêt du Nonnenbruch, sous-bois humide, coll. J. P. Reduron, 24.VIII.1979 (coll. pers.).

Peucedanum paniculatum Loisel. : Corse : Saint-Antonio, bord de route. coll. Soleirol, 1854 (P). — Corse : Bastia, Le Pigno, versant occidental, coll. Mabille, 21.VII.1865 (nº 95) (P). — Corse : Ghisoni, lieux arides, coll. Jahandiez *in* herb. Hibon nº 1686, 30.VII.1914 (P). — Corse : Parc National, Poggio di Venaco, coll. Claudin & Casanova, été 1978 (coll. Nigaud).

Peucedanum schottii Besser var. *petraeum* Noé : Alpes-Maritimes : Brauss, Brouiss et Grammont, rochers très escarpés et très secs, coll. Loret sans date (P). — Alpes-Maritimes : Fontan, rochers du mont d'Anan, coll. Reverchon & Derbez, 12.VIII.1886 (nº 237).

Peucedanum sp. (gr. *officinale*) : Pyrénées-Orientales : Montalba, rochers secs sur la route d'Ille, coll. A. M. Cauwet, IX.1978 (coll. Nigaud).

Peucedanum stenocarpum Boiss. et Reut. : Espagne : Cataluña : Pirineos, Gombreny, costas calcareas (900 m), coll. Sennen, VII, X.1913 (MA 88561) (var. *catalaunicum* Pau). — Espagne : Logroño : Agoncillo, La Senezuela, coll. Camara, 09.VIII.1934 (MA 88556). — Espagne : Prov. Madrid, entre Villalba y las Zorreras (sierra de Guadarrama), coll. Perez, 10.VIII, IX.1947 (MA 152463).

Peucedanum venetum (Sprengel) Koch : Pyrénées-Orientales : Villefranche-de-Conflent, coll. Godron (*in* herb. Grenier) 1851 (P). — Espagne : Asturias, collines à Braña de Arriba, puerto de Leitariogo, coll. Bourgeau, 17.VI.1864 (P). — Tirolia australis : Val Vestino, in lucis sol calcares (800-1 000 m), coll. Porta, VIII.1882 (*in* herb. Drake) (P). — Bordighera hipuria (?), in olivetis, coll. Bicknell, 02.X.1903 (*in* herb. Chevallier) (P).

Remerciements

Je tiens à remercier Mme M.-Th. Cerceau-Larrival, Maître de Recherche au CNRS, pour son accueil et ses conseils avisés, M. M. Hideux, pour son aide très précieuse, mon ami M. M. Nigaud, pour sa collaboration sympathique et suivie, ses critiques pleines de discernement, Mlle L. Derouet et Mme M.-C. Carbonnier, techniciennes du Laboratoire de Palynologie. Je remercie également M. le Pr J.-F. Leroy, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum de Paris, qui m'a permis de consulter les collections d'herbier, et Mlle M. Chalopin qui a effectué pour moi de nombreux prélèvements. Je ne saurais oublier, enfin, tous ceux qui m'ont fait connaître des stations naturelles ou qui m'ont récolté des échantillons sur le terrain : M. F. Badré, du Muséum de Paris, Mme A.-M. Cauwet-Marc, de l'Université de Perpignan, MM. P. Chéron, R. Patouillet et V. Rastetter.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bell, C. R., 1971. — Breeding Systems and floral biology of the *Umbelliferae*. *In* : V. H Heywood (ed.). The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *Bot. J. Linn. Soc.*, **64**, *suppl.* 1 : 93-107.

— 1976. — Inflorescence shape and pollinator activity in *Daucus carota* L. (*Apiaceae*). *Ass. Southeastern Biologists Bull.*, **23** : 42 (abstract).

— 1977. — Umbellet number and pollination efficiency in *Daucus carota* L. (*Apiaceae*). *Ass. Southeastern Biologists Bull.*, **24** : 36 (abstract).

Bell, C. R., & A. H. Lindsey, 1978. — The Umbel as a reproductive unit in the *Apiaceae*. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 739-747.

Cerceau-Larrival, M.-Th., 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique (Thèse). *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, n. s., Botanique, **14** : 166 p.

— 1963. — Le pollen d'Ombellifères méditerranéennes. 2 — *Tordylineae* Drude, *Pollen Spores*, **5** (2) : 297-323.

— 1965. — Le pollen d'Ombellifères méditerranéennes. 3 — *Scandicineae* Drude. 4 — *Dauceae* Drude. *Pollen Spores*, **7** : 35-62.

— 1967. — Corrélations de caractères chez les grains de pollen d'Ombellifères. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **4** : 311-324.

— 1971. — Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. *In* : V. H. Heywood (éd.). The biology and chemistry of the *Umbelliferae*. *Bot. J. Linn. Soc.*, **64**, suppl. 1 : 109-156.

— 1973. — Corrélations de caractères pour une étude biologique du genre *Eryngium* L. *C. r. 96e Congr. natn. Soc. Savantes*, Toulouse, **5** : 451-477.

Cerceau-Larrival, M.-Th., & L. Derouet, 1975. — Apport de la microscopie électronique à balayage à la connaissance de l'ultrastructure de l'exine de pollens d'Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Coll. Palynologie, **122** : 93-95.

Cerceau-Larrival, M.-Th., & F. Roland-Heydacker, 1976. — The evolutionary significance of the ultrastructure of the exine in Umbelliferous pollen grains. *In* : I. K. Ferguson and J. Muller (ed.). « The evolutionary significance of the exine ». Linn. Soc. Symp. ser. no 1 : 431-498.

Cerceau-Larrival, M.-Th., & F. Roland-Heydacker, 1978. — Apport de la palynologie à la connaissance des Ombellifères actuelles et fossiles. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 213-229.

Constance, L., 1971. — History of the classification of *Umbelliferae* (*Apiaceae*). *In* : V. H. Heywood (ed.), The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *Bot. J. Linn. Soc.*, **64**, suppl. 1 : 1-12.

Froebe, H. A., 1964. — Die Blütenstände der Saniculoideen. Eine vergleichend morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. *Beitr. Biol. Pfl.*, **40** : 325-388.

— 1971. — Inflorescence structure and evolution in *Umbelliferae*. *In* : V. H. Heywood (ed.), The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *Bot. J. Linn. Soc.*, **64**, suppl. 1 : 157-176.

Guyot, M., 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **113** : 244-273.

Guyot, M., A. M. Cauwet-Marc, M.-Th. Cerceau-Larrival, V. H. Heywood, M. Nigaud, J. P. Reduron & C. Saenz de Rivas, 1978. — Données morphologiques chez les Ombellifères. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 113-120.

Hideux, M., M. Nigaud, C. Pardo & A. Van der Pluym, 1978. — Apport de l'analyse factorielle des correspondances en Palynologie : cas de quelques Ombellifères. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 563-573.

Hoffmann, G. F., 1814. — Genera plantarum umbelliferarum. Moscow. 181 p.

— 1816. — Plantarum umbelliferarum genera. Moscow. 222 p.

Jussieu, A. L. de, 1783. — Éloge de M. Cusson. Hist. Soc. Roy. méd.

Magin, N., 1978. — Blütenmorphologische untersuchungen an *Actinotus* Lab. (*Hydrocotyloideae*) unter besonderer berücksichtigung des gynoeceums. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 749-764.

Mandenova, I. P., J. Carbonnier, M. C. Carbonnier-Jarreau, A. M. Cauwet-Marc, M.-Th. Cerceau-Larrival, M. Guyot, D. Molho & J.-P. Reduron, 1978. — Contribution à l'étude du genre *Tetrataenium* (DC.) Manden. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 675-725.

Nigaud, M., 1970. — Contribution palynologique à l'étude du genre *Peucedanum* L. (*Umbelliferae*). D.E.S. Fac. Sci. Paris. Texte ronéotypé.

— 1975. — Micrographie de détail de la paroi pollinique chez le genre *Peucedanum* L. (*Umbelliferae*). *Bull. Soc. bot. Fr.*, Coll. Palynologie, **122** : 121-124.

— 1978. — Contribution palynologique à l'étude de l'espèce *Peucedanum palustre* Moench (*Umbelliferae*). *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 231-241.

Pardo, C., 1978. — Contribution palynologique à la taxonomie des espèces espagnoles du genre *Seseli* L. *Actes du 2e Symp. intern. sur les On.bellifères*, Perpignan 1977 : 243-253.

Plahn, 1933. — Zur Systematik der Umbelliferen. *Repertorium nov. spec. Regni veg.*, **31** : 313-320.

Reduron, J. P., 1978. — Contribution à l'étude morphologique du pétale chez les Ombellifères. *Actes du 2e Symp. intern. sur les Ombellifères*, Perpignan 1977 : 121-131.

Theobald, W. L., 1971. — Comparative anatomical and developmental studies in the *Umbelliferae*. *In* : V. H. Heywood (ed.), The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *Bot. J. Linn. Soc.*, **64**, suppl. 1 : 177-197.

Tournefort, J. P., 1694. — Éléments de Botanique. 3 vol. Paris.

Van der Pluym, A., & M. Hideux, 1977. — Application d'une méthodologie quantitative à la palynologie d'*Eryngium maritimum* (*Umbelliferae*). *Plant. Syst. Evol.*, **127** : 55-85.

Manuscrit déposé le 4 mars 1980.

Achevé d'imprimer le 31 décembre 1980.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 003 5

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935.
A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées. (Format in-4°.)

A — Zoologie

Dernières parutions

T. 107 — Beveridge (Ian). — A taxonomic revision of the genera *Cittotaenia* Riehm, 1881, *Ctenotaenia* Railliet, 1893, *Mosgovoyia* Spasskii, 1951, and *Pseudocittotaenia* Tenora, 1976 (Cestoda : Anoplocephalidae). 1978, 64 p., 102 fig.

T. 108 — Peignoux-Deville (Jacqueline). — Rôle du corps ultimobranchial (C.U.B.) dans la régulation du métabolisme calcique chez les Poissons Téléostéens. 1978, 71 p., 17 tabl., 11 pl. h.-t.

T. 109 — Auteurs multiples (Loïc Matile, éd.). — Faune entomologique de l'archipel des Comores. 1978, 388 p., fig., pl.

T. 110 — Pelletier (Jean). — Révision des espèces du genre *Marcina* F. Walker (Lépidoptères, Noctuidae, Ophiderinae). 1978, 143 p., 158 fig., 6 pl. h.-t.

T. 111 — Heim (Jean-Louis). — Les squelettes de la sépulture familiale de Buffon à Montbard (Côte d'Or). Étude anthropologique et génétique. 1979, 79 p., 22 tabl., 19 fig., 8 pl. h.-t.

T. 112 — Guinot (Danièle). — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogenèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. 1979, 354 p., 70 fig., 27 pl. h.-t.

T. 113 — Bayssade-Dufour (Christiane). — L'appareil sensoriel des Cercaires et la systématique des Trématodes digénétiques. 1979, 81 p., 42 fig.

A paraître

T. 114 — Boucher (Guy). — Facteurs d'équilibre d'un peuplement de Nématodes des sables sublittoraux.

T. 115 — Atlas des Cercaires.

T. 116 — Betsch (Jean-Marie). — Éléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes).

T. 117 — Illg (Paul L.) & Dudley (Patricia L.). — The family Ascidicolidae and its subfamilies (Copepoda, Cyclopoida), with descriptions of new species.

T. 118 — Tillier (Simon). — Gastéropodes terrestres et fluviatiles de Guyane française.

B — Botanique

T. 26 — Diptérocarpacées. Taxonomie — Phylogénie — Écologie. (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977.) 1979, 162 p., fig. pl.

C — Sciences de la Terre

Dernières parutions

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

A paraître

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens.

D — Sciences physico-chimiques

T. 4 — Mercier (Christiane). — Synthèse de produits naturels dérivés du noyau diméthyl-2 2,chromène. 1969, 70 p.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

QK1
.P785

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

MISSOURI BOTANICAL
JUL 27 1981
GARDEN LIBRARY

SECTION B

botanique
biologie et écologie végétales
phytochimie

4e SERIE T. 2 1980 N° 4

Décembre 1980

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeurs : Prs E.-R. Brygoo et M. Vachon.

Comité de rédaction : MM. et Mmes M.-L. Bauchot, E.-R. Brygoo, J. Dorst, P. Dupérier, C. Dupuis, J. Fabriès, J.-C. Fischer, N. Hallé, J.-L. Hamel, S. Jovet, R. Laffitte, Y. Laissus, C. Lévi, D. Molho, C. Monniot, M. Vachon.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements et achats au numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1980

Abonnement général : 640 F.

Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.

Section B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.

Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

Les Directeurs de la Publication : Prs E.-R. Brygoo et M. Vachon.
No d'inscription à la Commission parit. des public. et agences de presse 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **2**, 1980, section B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), n° 4

SOMMAIRE

J. Sevrin-Reyssac. — Recherches sur le phytoplancton de la côte brésilienne (aspect qualitatif et quantitatif, biogéographie). Essai de comparaison avec les populations de l'Ouest-Africain 295

M. Guyot, M.-T. Cerceau-Larrival, M.-C. Carbonnier-Jarreau, L. Derouet et J. Relot. — Corrélations entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidées (Ombellifères) 341

M. Lavault, M.-M. Debray et J. Bruneton. — Constituants alcaloïdiques des feuilles de *Hernandia cordigera* 387

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **2**, 1980,
section B, n° 4 : 295-339.

Recherches sur le phytoplancton de la côte brésilienne (aspect qualitatif et quantitatif, biogéographie). Essai de comparaison avec les populations de l'Ouest-Africain

par Josette SEVRIN-REYSSAC *

Résumé. — A partir des données des auteurs, on a tenté de définir les caractéristiques qualitatives, quantitatives et biogéographiques du phytoplancton dans les différentes « provinces » de la côte brésilienne. La province « guyanaise », délimitée par la zone d'influence de l'Amazone, et la province « brésilienne » qui s'étend jusqu'au Cabo Frio (23° S), ont un climat marin chaud et une flore dont l'affinité est nettement thermophile. Au sud du Cabo Frio, qui constitue une barrière biogéographique, des influences tropicales (courant chaud du Brésil) et froides (courant des Falklands) se font sentir, ces dernières s'accentuant progressivement du nord au sud. Cette zone intermédiaire, ici appelée province « pauliste », s'étend du Cabo Frio à l'état du Rio Grande du Sud. La proportion des espèces thermophiles diminue du nord au sud au profit des espèces cosmopolites. A côté d'espèces tropicales entraînées par le courant du Brésil, on y trouve *Asteromphalus hookerii* considérée comme caractéristique des eaux antarctiques.

Le phytoplancton de la côte brésilienne se différencie de celui de l'Ouest-Africain sur le plan spécifique (< 30 % d'espèces communes aux deux secteurs) et sur le plan quantitatif. De nombreux upwellings favorisent le développement du phytoplancton dans l'Ouest-Africain alors que, sur la côte brésilienne, les affleurements sont limités au secteur du Cabo Frio. L'effet fertilisant de ce phénomène y est d'ailleurs beaucoup plus atténué qu'en Afrique, surtout dans la région du cap Blanc. Dans les eaux brésiliennes, les plus importantes proliférations de cellules n'ont été trouvées que dans des zones littorales fortement polluées.

Sur le plan biogéographique, la côte ouest-africaine se différencie de la côte brésilienne surtout par la plus grande étendue, sur cette dernière, de la province chaude : de 20° N à 20° S alors que dans l'Atlantique africain elle est comprise entre 10° N et l'Équateur.

Abstract. — Considering the data of different authors, we tried to define the qualitative, quantitative and biogeographical characteristics of the phytoplankton in the different "provinces" of the brazilian coast. The "guyanese" province delimited by the Amazon influence area and the "brazilian" province which reach the Cabo Frio (23° S) have a warm marine climate, and a thermophil flora. In the south of Cabo Frio, which is a biogeographic boundary, tropical influences (warm current of Brazil) and cold influences (Falklands current) appear. Cold influences are stronger and stronger from North to South. This intermediate area, called here "paulist" province extends from the Cabo Frio to the state of Rio Grande do Sul. The percentage of thermophil species decreases progressively from North to South at the advantage of cosmopolitan species. Beside tropical species carried by the Brazil current, antarctic species like *Asteromphalus hookerii* can be found here.

The phytoplankton in brazilian waters is different of that of the west coast of Africa at once on the systematic level (< 30 % of the species are common to the two areas) and on the quanti-

* *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.*

tative level. Many upwellings favour the development of phytoplankton in West Africa. On the contrary, in the brazilian waters, the upwellings are limited at the Cabo Frio area. Here, the fertilizing effect of this phenomenon is less important than in Africa, chiefly in the cap Blanc region. In the brazilian waters, the most important developments of cells were only found in coastal and very polluted waters.

On the biogeographical level, the warm province is much wider on the coast of Brazil (from 20° N to 20° S) than on the african Atlantic (from 10° N to the Equator).

Introduction

Des comparaisons ont déjà été faites entre l'Amérique tropicale atlantique et l'Afrique occidentale. Si, comme le souligne Th. Monod (1950), on relève des similitudes de « tonalité » pouvant aller jusqu'à des identités spécifiques, comme pour la faune littorale par exemple, il n'en est pas moins évident que de « substantielles différences justifient la distinction de deux domaines faunistiques littoraux bien distincts ». Chacun des deux bords de l'Atlantique tropical présente une forte endémicité spécifique et souvent générique (Th. Monod, *ibid.*).

Qu'en est-il en ce qui concerne le phytoplancton ? Les principales caractéristiques des peuplements ouest-africains se retrouvent-ils sur la côte sud-américaine ? Bien qu'un grand nombre d'espèces phytoplanctoniques soient ubiquistes, est-il possible de trouver une concordance entre le climat marin des différents secteurs, sur les deux bords de l'Atlantique, et la structure de ses communautés végétales ? Enfin, l'étude de l'écologie du phytoplancton sur la côte brésilienne permet-elle de faire, comme c'est le cas dans l'Ouest-Africain, une distinction entre les différentes provinces biogéographiques ?

L'Atlantique africain est aujourd'hui bien connu sur le plan du phytoplancton, surtout depuis ces dix dernières années grâce à de très nombreuses campagnes et aux travaux faits par des laboratoires côtiers (Reyssac, 1971, et *sous presse*). Mais où en sont les recherches concernant le phytoplancton sur la côte brésilienne ? Il semble que l'océanographie brésilienne connaisse depuis quelques années un véritable essor. Elle s'est en effet implantée en plusieurs points de cette côte de 6 000 km : Porto Alegre, Rio de Janeiro, Cabo Frio, Salvador de Bahia, Recife, Fortaleza. Cependant, bien des régions restent encore très peu étudiées, celle de la côte du Nord-Est brésilien, par exemple, dont une bonne connaissance de la biologie marine permettrait une meilleure exploitation des ressources.

En nous basant sur les travaux disponibles, nous essayerons de faire ressortir les principales caractéristiques du phytoplancton de la côte brésilienne et nous verrons si on trouve quelque correspondance avec l'Atlantique africain.

I. PROVINCES BIOGÉOGRAPHIQUES SUR LES DEUX BORDS DE L'ATLANTIQUE TROPICAL

1. Atlantique africain

Nous avons vu (Reyssac, 1971, et *sous presse*) que la majorité des auteurs y distinguent trois provinces qui sont, du nord au sud, la province atlanto-méditerranéenne, la

province guinéenne et celle du Namaqualand. L'étude de la répartition qualitative et quantitative du phytoplancton permet de bien différencier ces provinces et d'en fixer les frontières approximativement aux mêmes secteurs que ceux indiqués par la plupart des auteurs ayant travaillé sur la répartition de nombreuses espèces animales.

Ainsi, le cap Blanc (Mauritanie) apparaît comme une barrière biogéographique entre la province tempérée atlanto-méditerranéenne au nord (qu'on nomme aussi, pour sa partie la plus méridionale, sous-province mauritanienne) et la province guinéenne qui possède un climat marin nettement plus chaud. A partir du cap Frio (20° S), le climat redevient tempéré à tempéré froid avec la province dite du Namaqualand. C'est là une description très schématique car il existe, en fait, un passage progressif d'une province à l'autre ainsi que de nombreuses complications de détail dans chacune de ces provinces avec notamment l'apparition d'affleurements côtiers saisonniers ou quasi permanents (Maroc, Mauritanie, Sénégal, Côte d'Ivoire, Angola et Sud-Ouest-Africain). Nous n'insisterons par sur ces phénomènes aujourd'hui bien connus et bien localisés sur l'ensemble de la côte ouest-africaine. En revanche, nous rappellerons ici que la répartition du phytoplancton reflète bien les conditions hydrologiques : développement intense des cellules dans la sous-province mauritanienne et celle du Namaqualand, à la faveur d'importants upwellings. Deux régions sont particulièrement favorisées : celle du cap Blanc (21° N) dans l'hémisphère Nord, celle de Walvis Bay (23° S) dans l'hémisphère Sud. Ces régions ont une flore phytoplanctonique surtout ubiquiste, caractéristique des zones tempérées.

Un contraste très important existe entre ces deux provinces et la province guinéenne où règne une plus grande stabilité des eaux. La richesse du phytoplancton y est limitée à quelques secteurs côtiers où des upwellings saisonniers se manifestent. Le caractère dominant de la flore est thermophile.

2. **Atlantique brésilien**

Rappelons tout d'abord très brièvement quelques données sur la circulation océanique générale dans l'Atlantique Sud.

Le courant sud-équatorial en provenance du golfe de Guinée atteint la côte brésilienne dans les parages du cap São Roque, soit entre 5 et 6° S (fig. 1). A ce niveau, il se divise en deux branches ; l'une se dirige vers le nord-ouest : c'est le courant de Guyane ; l'autre longe la côte brésilienne vers le sud ; c'est le courant du Brésil. Celui-ci se fait sentir jusqu'au niveau de l'Uruguay ou de la côte nord de l'Argentine (fig. 1). La partie la plus méridionale de l'Amérique du Sud est longée par le courant froid des Falklands qui entraîne jusque sur les côtes sud-brésiliennes des eaux antarctiques et subantarctiques.

Pour l'appellation et la délimitation des provinces biogéographiques, nous tiendrons compte de celles données par Alves Coelho et Araujo Ramos (1972) qui se sont basés sur la répartition des Crustacés décapodes entre les latitudes 5° N et 39° S. Ces auteurs définissent ainsi quatre grandes provinces qui sont, du nord au sud, les provinces guyanaise, brésilienne, pauliste et argentine (fig. 1).

Nous allons considérer ces régions successivement et voir, à partir des travaux que nous connaissons, comment on peut caractériser le phytoplancton de chacune d'elles.

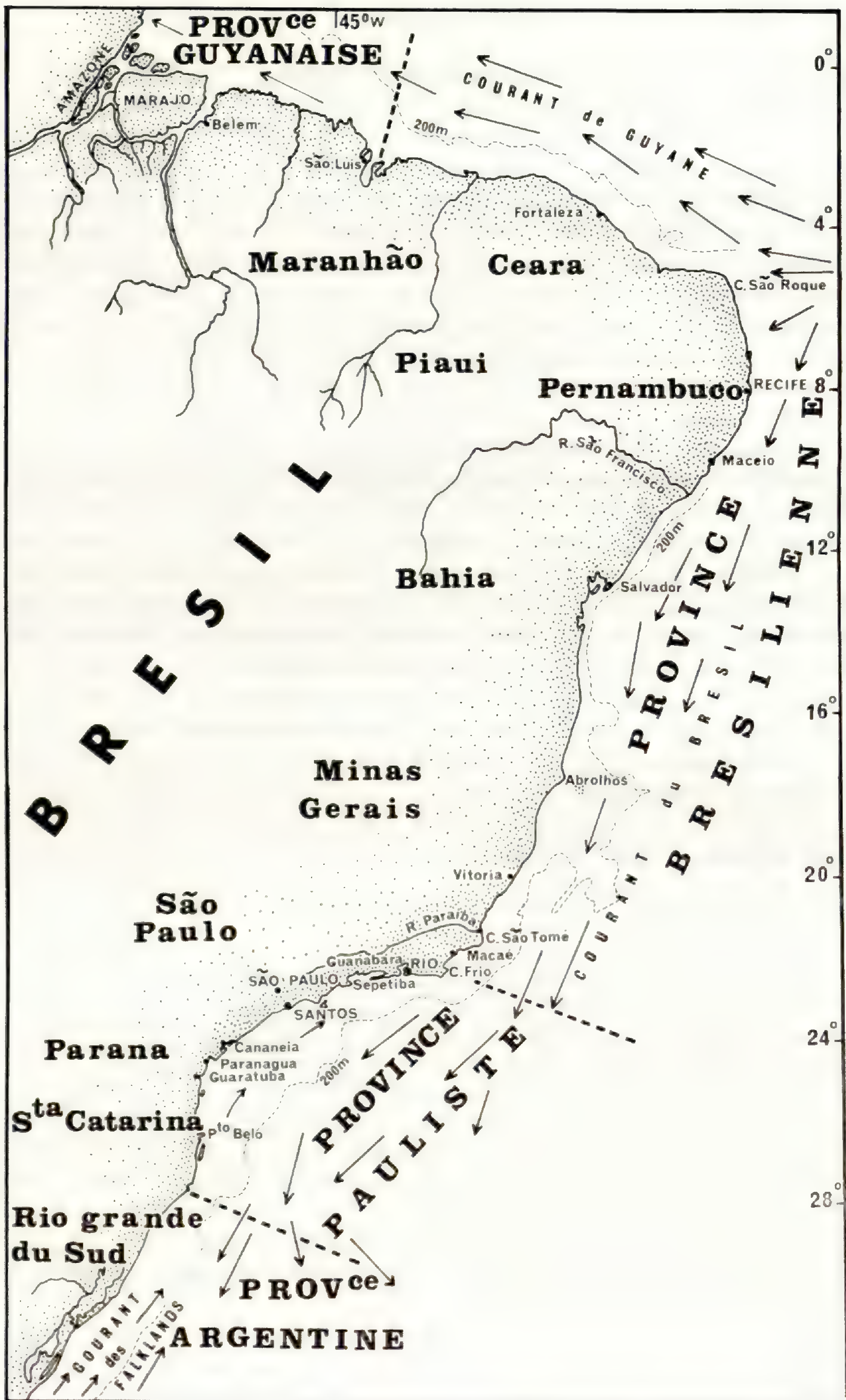


FIG. 1. — La côte brésilienne ; circulation océanique générale, provinces biogéographiques. La limite entre les provinces biogéographiques est figurée par un trait en pointillés.

II. LE PHYTOPLANCTON DE LA CÔTE BRÉSILIENNE

A. — Province guyanaise

Dans sa partie brésilienne, le phénomène essentiel qui individualise cette zone équatoriale est la présence du delta de l'Amazone. Les travaux déjà réalisés sur le phytoplancton portent tous sur la région océanique voisine de l'embouchure du fleuve. Ces travaux ont tout d'abord eu trait à la systématique des Diatomées. Bailey (1862) donne déjà une liste de 92 espèces, Hentschel (1932) étudie quelques prélèvements effectués lors de la campagne du « Meteor ». Plus près de nous, Müller-Melchers (1957) fait un inventaire des Diatomées dans quatorze pêches, au niveau de l'embouchure.

Dans une optique plus quantitative, et s'adressant à l'ensemble du phytoplancton, Teixeira (1963) compare le plancton récolté au filet à l'importance du nannoplancton. Les stations où les expériences sont réalisées se situent entre l'embouchure de l'Amazone et les fonds de 200 m. Le phytoplancton récolté au filet représente seulement 9,93 % de la photosynthèse totale et 22,20 % de l'ensemble des organismes comptés à partir d'un échantillon d'eau.

Les travaux de Wood (1966), de Teixeira et Tundisi (1967) portent sensiblement sur la même zone : entre l'Équateur (c'est-à-dire l'embouchure de l'Amazone) et 6° N (fig. 2). Le nombre des stations est malheureusement très faible : 15 pour la campagne du « Pillsbury » (Wood, 1966) et 6 pour la campagne du « Bertioga » (Teixeira et Tundisi, 1967).

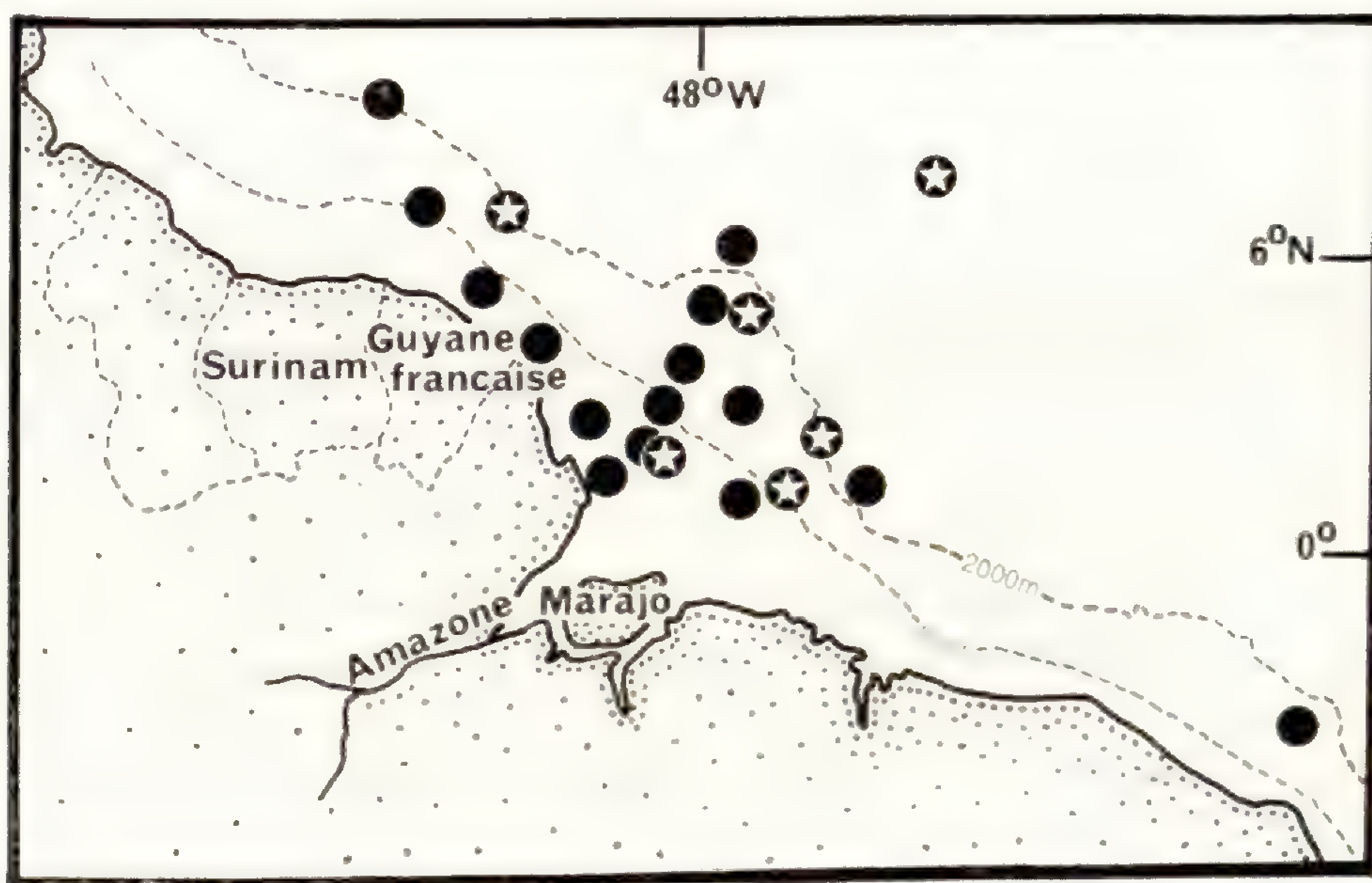


Fig. 2. — Position des stations effectuées dans la région de l'embouchure de l'Amazone au cours de la campagne du « Pillsbury » (Wood, 1966) et au cours de la campagne du « Bertioga » (Teixeira et Tundisi, 1967). Les stations du « Pillsbury » sont figurées par un rond noir, celles du « Bertioga » par une étoile.

Les observations de Hulburt et Corwin (1969) couvrent une aire beaucoup plus étendue : de l'embouchure de l'Amazone jusqu'à l'est des îles Sous-le-Vent et même jusqu'à 20° N (fig. 3).

Les données dont nous disposons sont donc très fragmentaires et très limitées dans le temps puisqu'elles proviennent toutes de campagnes isolées. Elles nous renseignent cependant sur les variations spatiales du phytoplancton en fonction des conditions du milieu et permettent aussi une estimation de l'affinité biogéographique des peuplements.

La situation hydrologique particulière à cette région a été décrite par Ryther et coll. (1966). Des informations sur les variations mensuelles des directions et des vitesses des courants sont données dans l'atlas de l'Office hydrographique de la Marine des USA (1946). Nous avons vu que le courant de Guyane, de direction nord-ouest, longe cette partie de la côte brésilienne (fig. 1). Au large de la Guinée française, il s'incurve d'abord vers le large pour finalement s'orienter vers le sud-est, à 300 milles de la côte environ.

Une partie des eaux de l'Amazone est entraînée vers le nord-ouest par le courant côtier avant de prendre la direction sud-est avec le contre-courant (Defant, 1961 ; Ryther et coll., 1966).

Contrairement aux eaux des rivières des régions tempérées qui sont très fertiles, les eaux des fleuves tropicaux (sauf exception) sont très pauvres en éléments nutritifs. C'est le cas pour l'Amazone (Ryther et coll., 1966), comme c'est aussi le cas pour le Congo (Dufour et Merle, 1972). Les eaux de l'Amazone, riches en fer et en silicates, sont en revanche pauvres en phosphates et en nitrates. Dans la région océanique proche de l'embouchure, Ryther et coll. (1966) estiment que l'enrichissement en sels nutritifs des eaux de surface en certains points est imputable à une remontée des sels nutritifs des couches d'eaux plus profondes et non à une influence provenant du continent. Ces mêmes auteurs ajoutent que des quantités appréciables de phosphates et de nitrates arrivent suffisamment près de la surface pour expliquer une augmentation sensible des populations phytoplanctoniques qui y vivent.

a. — *Aspect qualitatif du phytoplancton. Affinité biogéographique des populations*

Dans les quatorze pêches inventoriées par Müller-Melchers (1957) une vingtaine d'espèces de Diatomées seulement sont signalées. Parmi elles, six sont bien caractéristiques des eaux chaudes : *Chaetoceros okamurai*, *Coscinodiscus hustedtii*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Hemiaulus sinensis*, *Hemiaulus hauckii*, enfin *Ditylum brightwellii* qui est très fréquente. La présence de *Cyclotella striata*, *Cyclotella meneghiniana* et *Coscinodiscus commutatus* est liée à l'existence d'eaux saumâtres.

Dans la région océanique proche de l'embouchure, Wood (1966) définit trois catégories d'organismes : au nord du canyon de l'Amazone, une communauté essentiellement composée de Diatomées (bien qu'un « bloom » d'*Exuviaella* soit tout de même signalé) : au sud du canyon, une communauté composée d'une majorité de Dinoflagellés. La 3e communauté caractérise les eaux de l'estuaire proprement dit. Voici les principales espèces constituant ces trois types de peuplement.

Principales Diatomées de la région **au nord du canyon**	Principaux Dinoflagellés de la région **au sud du canyon**	Espèces des **eaux de l'estuaire**
Asteromphalus cleveanus	*Amphidinium klebsi*	*Asterionella japonica*
A. elegans	*Ceratium minutum*	*Biddulphia aurita*
A. flabellatus	*Dinophysis sphaerica*	*B. sinensis*
Biddulphia aurita	*Katodinium rotundatum*	*Chaetoceros didymum*
B. sinensis	*Gymnodinium grammaticum*	*C. paradoxum*
Cerataulina pelagica	*G. multistriatum*	*C. peruvianum*
Chaetoceros aequatoriale	*Oxytoxum variabile*	*C. vanheurkii*
C. coarctatum	*Peridinium pedunculatum*	*Coscinodiscus concinnus*
C. decipiens	*Phalacroma pulchellum*	*Cyclotella comta*
Climacodium frauenfeldianum	*P. rotundatum*	*C. meneghiniana*
Hemiaulus indicus		*Diploneis crabo*
H. sinensis		*D. fusca*
Lauderia annulata		*Ditylum brightwellii*
Pleurosigma distortum		*D. sol*
Streptotheca thamensis		*Nitzschia closterium*
Thalassiothrix frauenfeldii		*N. lorenziana*
Thalassionema nitzschioides		*Rhizosolemia stolterfothii*
		Skeletonema costatum

Du point de vue de l'affinité écologique de ces espèces, on remarque que la plupart des principales Diatomées de la région nord du canyon ont une affinité tempérée-tropicale ou franchement tropicale. La communauté de la région sud est typique des eaux tropicales pauvres en éléments nutritifs. La forte diversité spécifique alliée à la dominance des Dinoflagellés traduisent une population vieille à faible pouvoir de multiplication et, par conséquent, pauvre sur le plan quantitatif.

En ce qui concerne les espèces signalées comme étant associées aux eaux de l'estuaire, il faut souligner l'abondance particulière de *Chaetoceros didymum* que Wood (1966) regarde comme typique de ces eaux.

Dans les pêches étudiées par cet auteur, le nannoplancton était abondant à toutes les stations, les Coccolithophoridés étant localisés à la zone soumise à un régime franchement océanique. Dans ces mêmes parages, l'habitat océanique de ces organismes est aussi noté par Teixeira et Tundisi (1967).

Du point de vue spécifique, le phytoplancton de cette partie de la côte sud-américaine présenterait, selon Wood (1966), un certain nombre de particularités qui le différencient d'autres régions telles que le détroit de Floride ou le golfe de Guinée. Toujours selon le même auteur, les espèces trouvées ici sont celles qu'on peut s'attendre à rencontrer dans des eaux tropicales, mais c'est l'importance relative de ces espèces qui fait la particularité de cette région. Comparons, par exemple, le phytoplancton de la région amazonienne à celui de la province guinéenne dans l'Ouest-Africain, province qui se rapproche le plus de la province guyanaise sur le plan de l'hydroclimat.

On constate que, de part et d'autre de l'Atlantique, les Dinoflagellés sont plus diversifiés que les Diatomées. Ainsi, pour l'ensemble des espèces du microplancton identifiées par Wood (1966) dans la région amazonienne, 55 % sont des Dinoflagellés. Au large de la Côte d'Ivoire, la liste d'espèces donnée par Reyssac (1970) comporte 61 % de Dinoflagellés. Par contre, la composition systématique des peuplements est très différente (tabl. I).

Tableau I. — Pourcentages d'espèces communes à la région amazonienne (Wood, 1966) et à deux secteurs ouest-africains.

	Côte d'Ivoire (Reyssac, 1970)	Zone du delta du Niger (Reyssac, 1971)
Diatomées	29	29
Dinoflagellés	25	17

L'affinité écologique de la flore nord-brésilienne se rapproche de celle de la province guinéenne bien que le caractère thermophile du phytoplancton paraisse plus accentué sur la côte africaine (tabl. II).

Tableau II. — Affinité biogéographique des Diatomées et des Dinoflagellés au niveau de l'embouchure de l'Amazone et en différents points du golfe de Guinée (pourcentages comparés).

	Rég. amazonienne (Wood, 1966)		Côte d'Ivoire (Reyssac, 1970)		Nigeria (Reyssac, 1971)		Annobon (Reyssac, 1971)	
Diatomées								
cosmopolites	65		58		59		55	
tempérés-tropicales	21	35	33	42	32	40	32	44
inter-tropicales	14		9		8		12	
Dinoflagellés								
cosmopolites	24		15		20		13	
tempérés-tropicaux	44	75	54	82	47	78	56	85
inter-tropicaux	31		28		31		29	

La proportion des espèces cosmopolites, tempérées-tropicales et inter-tropicales est calculée en tenant compte de l'ensemble des récoltes effectuées dans chaque région. Ces récoltes étant échelonnées dans l'espace ou le temps, il est donc possible de donner une idée globale de l'affinité biogéographique du phytoplancton dans un secteur donné puisque les populations sont prélevées à des stades de maturité différents.

b. — *Aspect quantitatif du phytoplancton*

Suivant les auteurs, les études quantitatives ont été faites avec des méthodes différentes : numération des cellules par la technique de fluorescence (Wood, 1966), procédé

décrit par ce même auteur en 1962; numération après concentration des organismes par centrifugation et utilisation d'une chambre de comptage (HULBURT et CORWIN, 1969). Des mesures de la production primaire par la méthode du 14C (*in situ* simulé avec incubation sur le pont du navire) ont également été effectuées par TEIXEIRA et TUNDISI (1967).

Le phytoplancton est assez abondant sur le plateau continental. HULBURT et CORWIN (1969) y estiment les populations à 1 000 à 100 000 cellules/100 ml avec, en particulier, *Skeletonema costatum*, *Skeletonema tropicum*, *Thalassionema nitzschioides*, *Chaetoceros subtilis* et *Nitzschia delicatissima*. Ces auteurs constatent que *Chaetoceros didymum*, *Skeletonema tropicum*, *Chaetoceros compressum* et *Leptocylindrus danicus* sont limités au plateau continental. Leur concentration pouvait dépasser 1 000 cellules/100 ml. WOOD (1966) signale un maximum de 17×10^6 cellules/l dans les eaux côtières de basse salinité, les populations les plus abondantes coïncidant en effet avec les zones de plus faible salinité. Le phytoplancton diminuerait donc quand on s'éloigne de l'estuaire. A la station la plus éloignée de l'embouchure, au large du Guyana, l'effectif serait inférieur à 4×10^5 cellules/l (WOOD, *ibid.*). Ainsi, c'est au nord de l'estuaire, où l'influence de l'Amazone est plus sensible qu'au sud, que le phytoplancton est le plus abondant. Cette différence quantitative va de pair avec une différence qualitative comme nous venons de le voir.

La diminution des effectifs de la côte vers le large est très généralement constatée. TEIXEIRA et TUNDISI (1967) trouvent un maximum supérieur à 500 000 cellules/l au voisinage immédiat de l'estuaire, un minimum de 8 700 cellules/l au large, dans les eaux franchement océaniques. Si, au niveau de l'estuaire de l'Amazone, le phytoplancton est pauvre au-delà du plateau continental, il n'en est pas de même plus au nord, au large de la Guyane française, où de fortes concentrations de cellules se rencontrent au-delà du talus continental (fig. 3). Selon HULBURT et CORWIN (1969), il s'agirait d'espèces néritiques transportées par le courant côtier nord-ouest (courant de Guyane). Ce courant, comme nous l'avons vu, s'éloigne de la côte au niveau de la Guyane. On peut suivre ainsi, loin du continent, le cheminement de ces espèces néritiques qui se mélangent ensuite avec des espèces océaniques. HULBURT et CORWIN (*ibid.*) estiment que la distinction entre phytoplancton néritique et phytoplancton océanique revient à une distinction entre peuplements essentiellement composés de Diatomées et peuplements composés d'autres groupes phytoplanctoniques. Quand la population est abondante ($> 10^4$ cellules/100 ml), il s'agit de Diatomées. Quand elle est plus clairsemée ($< 10^3$ cellules/100 ml), il s'agit d'autres espèces.

La distribution verticale quantitative du phytoplancton montre un maximum entre 70 et 90 m aux stations océaniques avec, parfois, un maximum secondaire entre 40 et 50 m, soit dans la région de la thermocline (WOOD, 1966).

Les mesures de production primaire par la méthode du 14C montrent aussi une diminution de la côte vers le large : de 0,864 gC m^{-2} j^{-1} à la station la plus proche du continent à 0,014 gC m^{-2} j^{-1} à la plus océanique (TEIXEIRA et TUNDISI, 1967).

Les valeurs concernant les eaux océaniques de cette région sont du même ordre de grandeur que celles qu'on trouve généralement dans les eaux de l'Atlantique tropical non soumises à un enrichissement.

Ainsi, dans les eaux océaniques de la province guinéenne, au large de la Côte d'Ivoire, STEEMAN-NIELSEN et JENSEN (1957) indiquent des productions de 0,1 à 0,2 gC m^{-2} j^{-1} : de 0,28 gC m^{-2} j^{-1} au large du Ghana. Dans les parages de Pointe-Noire (Congo), DUFOUR et MERLE (1972) trouvent 0,40 gC m^{-2} j^{-1}.

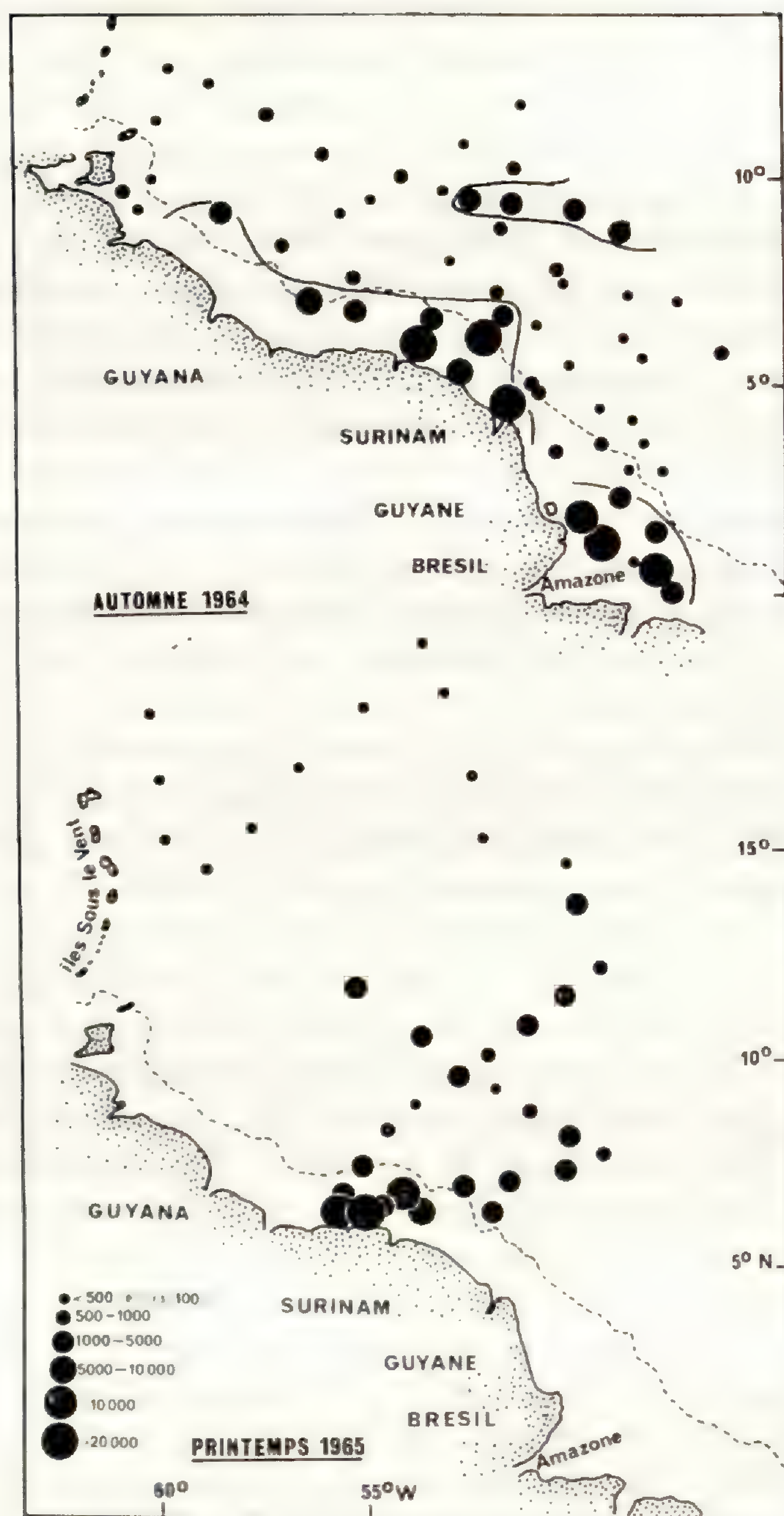


FIG. 3. — Distribution de l'ensemble du phytoplancton entre l'embouchure de l'Amazone et les îles Sous-le-Vent d'après HULBURT et CORWIN, 1969 (modifié).

Pour la zone côtière, la valeur donnée par TEIXEIRA et TUNDISI (1967) est assez élevée pour une région tropicale non soumise à un affleurement. Elle est du même ordre que les productions des eaux littorales de la province guinéenne où, nous l'avons vu, des upwellings saisonniers se manifestent. Dans les parages de Conakry (Guinée), SOROKIN et KLYASHTORIN (1961), ainsi que BESSONOV (1964) signalent respectivement des productions de 0,61 et 1,08 gC m^{-2} j^{-1}.

Dans les eaux littorales ivoiriennes (REYSSAC, 1970) la production varie fortement en fonction de la saison. Elle dépasse 1,2 gC m^{-2} j^{-1} en période d'upwelling et tombe à moins

de 0,2 gC m^{-2} j^{-1} en dehors de ces périodes. DANDONNEAU (1972), dans le même secteur, arrive à des estimations du même ordre : de 0,386 à 1,166 gC m^{-2} j^{-1}.

La comparaison des eaux du secteur amazonien avec celles de la côte ouest-africaine est évidemment difficile en raison du manque d'informations disponibles sur la côte brésilienne.

En raison des upwellings saisonniers qui se manifestent dans certaines zones littorales de la province guinéenne, et qui entraînent des productions pouvant dépasser 1 gC m^{-2} j^{-1}, il est donc permis de penser que la fertilité des eaux proches du continent y est plus élevée que dans la province guyanaise où la multiplication du phytoplancton n'est pas favorisée par ces phénomènes hydrologiques fertilisants.

B. — PROVINCE BRÉSILIENNE

Toujours selon ALVES COELHO et ARAUJO RAMOS (1972), cette province à caractéristique tropicale s'étendrait jusqu'au Cabo Frio (23° S).

Notre étude s'adressant au phytoplancton, nous n'envisagerons pas les travaux s'adressant aux Diatomées benthiques (ESKINAZI-LEÇA, 1965).

Les données dont nous disposons sur cette partie de la côte brésilienne concernent principalement la région comprise entre Recife (8° S) et l'embouchure du rio São Francisco (10°30′ S), ainsi que celle de Cabo Frio.

1. Région de Recife et de l'embouchure du rio São Francisco

Les travaux ont d'abord eu un caractère strictement qualitatif. Le premier en date est celui de MÜLLER MELCHERS (1955) qui fait l'inventaire des Diatomées dans deux collectes effectuées dans l'embouchure du rio São Francisco. Un inventaire plus complet est ensuite réalisé par ESKINAZI-LEÇA (1967*b*). Il porte sur neuf pêches au filet faites dans la région océanique, au voisinage de l'embouchure.

Sur le plateau continental, dans les parages de Recife, des données sur le phytoplancton nous sont aussi fournies par ESKINAZI-LEÇA (1967*a*). Bien que ce travail concerne seulement des Diatomées et soit aussi strictement qualitatif (prélèvements au filet), il porte cependant sur une évolution des populations au cours d'une année entière en quatre stations.

L'ensemble du microphytoplancton est ensuite étudié par ESKINAZI-LEÇA et PASSAVANTE (1972) en une station du plateau continental et pendant une année. Des informations quantitatives sont ici indiquées, les cellules ayant été comptées dans un volume d'eau mesuré. Selon la même méthode, PASSAVANTE (1979*a*) donne une liste des Dinoflagellés récoltés pendant une année dans les mêmes parages (vingt pêches inventoriées). Ce travail constitue donc le premier inventaire, sur la plate-forme continentale, au niveau de Recife. Enfin le même auteur (1979*b*) apporte des données sur la production primaire de cette région et sur son évolution au cours d'un cycle annuel.

La situation météorologique et hydrologique propre au secteur de Recife est décrite par CAVALCANTI et KEMPF (1970). On peut distinguer une saison sèche de septembre à février, une saison pluvieuse de mars à août, les températures les plus basses coïncidant

avec la saison des pluies. Elles atteignent 24°C alors que les précipitations peuvent être supérieures à 100 mm. En saison sèche, les températures varient entre 26,50 et 28,70°C. La salinité est alors sous la dépendance des précipitations avec des maxima pendant la saison sèche (36,4 ‰ en février) et des minima pendant la saison pluvieuse (34 ‰ en mai).

Les prélèvements effectués par Eskinazi-Leça (1967*b*) au niveau de l'embouchure du rio São Francisco correspondent à la saison chaude (décembre) alors que la température superficielle est généralement comprise entre 26 et 27°C. La salinité, très variable suivant les stations, a été de 26,6 ‰ près de l'embouchure à plus de 36 ‰ dans les eaux océaniques. La dessalure se fait beaucoup plus sentir au sud qu'au nord de l'embouchure, ce qui est l'inverse au niveau de l'Amazone. Au sud du rio São Francisco, les salinités peuvent tomber à 25 ‰ alors que les eaux côtières, au nord de l'embouchure, peuvent être à 35 ‰ (Cavalcanti et coll., 1967).

a. — *Aspect qualitatif du phytoplancton. Affinité biogéographique des populations*

Dans les parages de Recife, la flore des Diatomées est constituée par une communauté typique des eaux chaudes (Eskinazi-Leça, 1967*a*). Les espèces les plus fréquentes sont nettement thermophiles : *Bacteriastrum hyalinum*, *Chaetoceros coarctatum*, *C. diversum*, *C. rostratum*, *Rhizosolenia calcar-avis*. De même, la plupart des espèces pérennes signalées par Eskinazi-Leça et Passavante (1972) sont caractéristiques des eaux chaudes : *Chaetoceros didymum*, *Isthmia enervis*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *R. hebetata* f. *semispina*, *Ceratium massiliense*, *C. furca* v. *furca*, *Pyrocystis pseudonoctiluca* et *Dinophysis caudata*. Ajoutons que les résultats obtenus par ces auteurs montrent que les Diatomées sont les éléments prépondérants du phytoplancton (fig. 5). Au niveau de l'embouchure du rio São Francisco, 83 % des espèces reconnues par Eskinazi-Leça (1967*b*) appartiennent au genre *Rhizosolenia* avec principalement *R. calcar-avis*, *R. hebetata* f. *semispina*, *R. styliformis* et *R. imbricata* v. *schrubsolei*, cette dernière montrant un développement maximum aux stations les plus atteintes par les eaux douces.

Ici encore, il s'agit d'une flore très thermophile comme en atteste l'importance particulièrement grande de *Rhizosolenia calcar-avis*, *R. imbricata* v. *schrubsolei*, *Chaetoceros coarctatum* et *C. diversum*.

Le phytoplancton, et particulièrement les Diatomées qui sont les mieux étudiées ici, ont ainsi, dans ces parages, une affinité biogéographique comparable à celle des populations trouvées près de l'embouchure de l'Amazone (tabl. II et III).

Tableau III. — Affinité biogéographique des Diatomées et Dinoflagellés sur la côte nord-est du Brésil (Recife, embouchure du rio São Francisco). Pourcentages comparés.

	Recife (Eskinazi-Leça, 1967*a*)	Recife (Eskinazi-Leça et Passavante, 1972)	Embouchure du rio São Francisco (Eskinazi-Leça, 1967*b*)
Diatomées			
cosmopolites	66	56	63
tempérées-tropicales	30 } 34	36 } 44	25 } 33
inter-tropicales	4	8	8

	Recife (Eskinazi-Leça, 1967*a*)	Recife (Eskinazi-Leça et Passavante, 1972)	Embouchure du rio São Francisco (Eskinazi-Leça, 1967*b*)
Dinoflagellés			
cosmopolites		15	
tempérés-tropicaux		57 } 88	
inter-tropicaux		31 }	

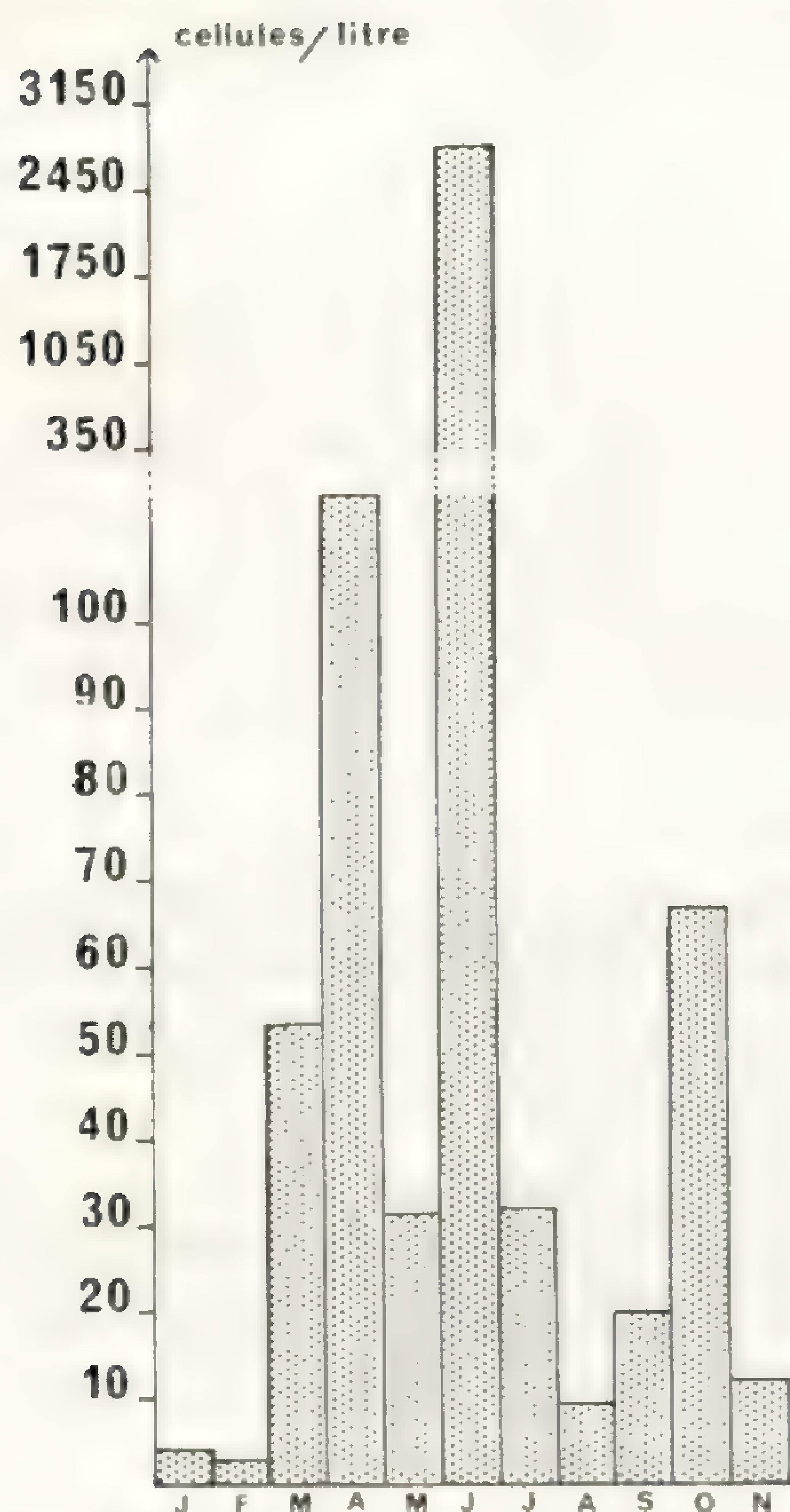
Si on compare la liste de Diatomées que donne Eskinazi-Leça (1967*a*) à Recife avec celle de Reyssac (1970) pour les eaux de Côte d'Ivoire, on constate que 32 % des espèces sont communes aux deux régions. En ce qui concerne les Dinoflagellés de Recife (Passavante, 1979*a*), ils sont surtout représentés par le genre *Ceratium* dont certaines espèces sont pérennes : *C. furca* v. *furca*, *C. tripos*. La presque totalité des espèces signalées par Passavante sont aussi présentes dans le golfe de Guinée (Reyssac, 1971), mais la population de Dinoflagellés de Recife est cependant différente de celles qu'on trouve dans les eaux tropicales africaines où les Dinoflagellés sont beaucoup plus diversifiés avec, en particulier, des *Peridinium*, *Gonyaulax*, *Dinophysis*, non représentés ici. Alors que Reyssac (1970) signale vingt genres de Dinoflagellés en Côte d'Ivoire, Passavante (1979*a*) note seulement la présence de sept genres dans la région de Recife.

Quant aux Diatomées récoltées au voisinage de l'embouchure du rio São Francisco par Eskinazi-Leça (1967*b*), elles comportent 26 % d'espèces communes avec la Côte d'Ivoire. On voit donc la différence profonde entre la flore planctonique de l'Afrique tropico-équatoriale et celle de cette province brésilienne qui est également tropicale mais non soumise, comme c'est le cas dans l'Ouest-Africain, à des upwellings côtiers saisonniers.

b. — *Aspect quantitatif du phytoplancton*

Bien qu'il n'ait pas été fait de numérations de cellules dans le travail de Eskinazi-Leça (1967*a*), celui-ci fournit cependant quelques informations quantitatives (distinction entre espèces rares, pérennes, abondantes), mais son intérêt réside surtout dans le fait qu'il est le premier à donner la description d'un cycle annuel des Diatomées dans les eaux de Recife. Ainsi la période de développement de ces organismes correspondrait à l'hiver (mars à juillet), l'apogée étant atteinte en avril et mai. Les principales espèces appartiennent alors aux genres *Rhizosolenia* et *Chaetoceros*, mais *Coscinodiscus granii* et *Cerataulina bergonii* sont également très abondantes. Au cours de l'été, en revanche, les Diatomées passent par une phase de déclin, avec un maximum de pauvreté en janvier et février. Cette différence quantitative entre l'été et l'hiver est aussi soulignée par Eskinazi-Leça et Passavante (1972) dans un travail s'adressant à l'ensemble du microphytoplancton (fig. 4).

Les comptages faits à partir de récoltes au filet (volume d'eau filtrée connu) s'adressent ici non à l'ensemble du phytoplancton mais, seulement, aux éléments du microplancton. Pendant l'été, la densité moyenne du microplancton à Recife est estimée à une vingtaine de cellules/l. En hiver qui, nous l'avons vu, correspond à la saison des pluies, le développement des cellules est plus intense avec un maximum en juin où Eskinazi-Leça et Passavante trouvent un « pic » de 2 852 cellules/l (fig. 4).



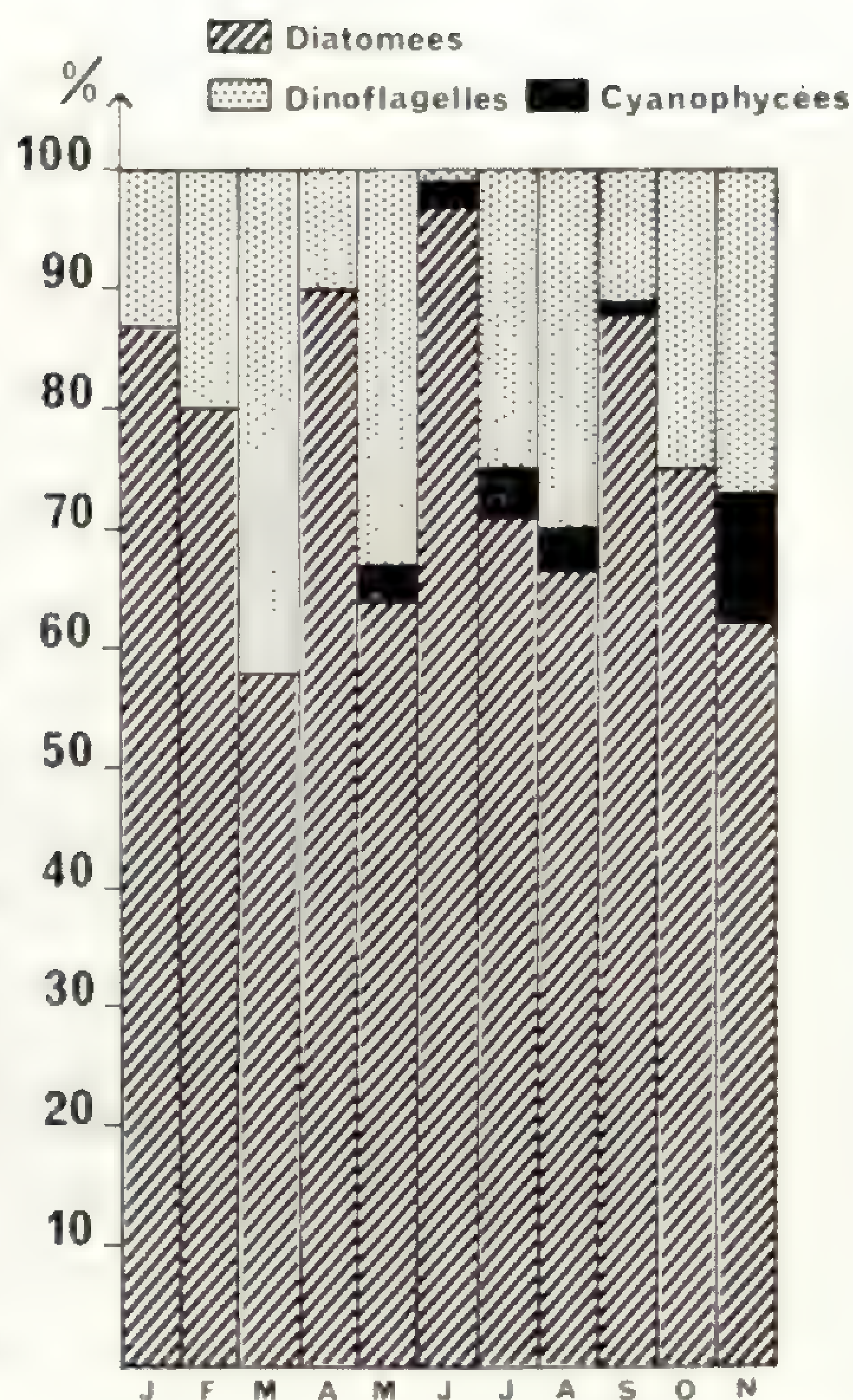


Fig. 4 (*à gauche*). — Variations quantitatives du microplancton côtier en 1965 dans les parages de Recife d'après Eskinazi-Leça et Passavante (1972).

Fig. 5 (*à droite*). — Importances relatives des Diatomées, Dinoflagellés et Cyanophycées en 1965 dans les parages de Recife d'après les données de Eskinazi-Leça et Passavante (1972).

Les estimations quantitatives de la chlorophylle a et de la production primaire effectuées par Passavante (1979*b*) dans une zone de type lagunaire, à 50 km au nord de Recife (canal de Santa Cruz), donnent les résultats suivants : chlorophylle a comprise entre 0,73 et 11,9 mg m^{-3}, production primaire (méthode du 14C *in situ*) comprise entre 0,94 et 76,59 mg C m^{-3} h^{-1}. En ce qui concerne la chlorophylle a, les valeurs sont généralement comprises entre 2 et 6 mg m^{-3}. La production primaire, maximale en hiver et au printemps, est élevée pour une région tropicale. La plupart des mesures effectuées par Passavante (1979*b*) indiquent, en effet, des productions supérieures à 7 mg C m^{-3} h^{-1}, la moyenne étant égale à 17,68 mg C m^{-3} h^{-1}. Passavante (*ibid.*) estime que la production primaire moyenne pour l'ensemble de la couche euphotique serait de 36,69 mg C m^{-2} h^{-1}. Ce sont là des valeurs supérieures à celles obtenues par Reyssac (1970) dans les eaux littorales de Côte d'Ivoire en période d'upwelling (production primaire moyenne en surface estimée à 2,67 mg C m^{-3} h^{-1}), mais cette différence peut s'expliquer par la position des récoltes en zone lagunaire au Brésil, zone enrichie en sels nutritifs par les eaux de ruissellement, et d'ailleurs considérée comme eutrophique (Passavante, 1979*b*).

Nous verrons maintenant rapidement les résultats de deux campagnes océanographiques qui touchent la province brésilienne : celle de la « Calypso » en janvier-février 1962 et celle du N/O « Almirante Saldanha » en avril et mai 1969. Dans la province ici étudiée, la campagne de la « Calypso » intéresse la région de Salvador (13° S) et celle de l'archipel des Abro-

lhos (18° S). Au cours de celle de l' « Almirante Saldanha », 27 stations ont été effectuées sur le plateau continental entre Maceio (10° S) et le cap São Tomé (22° S). Il s'agit dans les deux cas de pèches au filet. Malgré l'absence d'estimations quantitatives, les résultats ont cependant un intérêt non négligeable sur le plan biogéographique.

Les données fournies par la campagne de la « Calypso » (Seguin, 1965), montrent que, dans la région de Salvador, comme près de l'archipel des Abrolhos, les Diatomées sont peu diversifiées. Les Dinoflagellés comportent un plus grand nombre d'espèces qui appartiennent principalement aux genres *Ceratium*, *Amphisolenia*, *Ornithocercus*. C'est, encore là, une flore très différente de celle de la Côte d'Ivoire et de l'ensemble du golfe de Guinée, la principale différence résidant dans la rareté des *Peridinium* et *Dinophysis* sur la côte sud-américaine alors que ces deux genres comportent un très grand nombre d'espèces dans l'Ouest-Africain. Si nous comparons la liste des Diatomées et Dinoflagellés trouvés par Seguin (1965) dans la province brésilienne à celle de Reyssac (1970) en Côte d'Ivoire, nous voyons que la proportion des Diatomées communes aux deux régions est de 21 %, celle des Dinoflagellés de 20 %.

Du point de vue biogéographique, la proportion des espèces thermophiles est très importante, autant dans le secteur de Salvador que dans celui des Abrolhos (tabl. IV). L'affinité de la flore est, encore ici, très proche de celle du golfe de Guinée.

Les caractéristiques hydrologiques correspondant aux prélèvements de l' « Almirante Saldanha » (températures de 26 à 28°C, salinités supérieures à 36 ‰) montrent que les observations se situent dans les eaux du courant du Brésil. Une thermocline était présente à 50 m. Les pêches ayant été faites avec un filet de 100 nm de vide de maille, les résultats peuvent difficilement être comparés à ceux obtenus avec les filets plus fins généralement utilisés. Bornons-nous donc seulement à dire que, d'après Macedo Saidah et Moreira Filho (1977), les Dinoflagellés sont plus abondants que les Diatomées avec, en particulier : *Ceratium tripos*, *C. candelabrum*, *Ceratocorys horrida* et *Ornithocercus steinii*. La flore a un caractère thermophile très net (tabl. IV).

Tableau IV. — Affinité biogéographique des Diatomées et Dinoflagellés en plusieurs points de la province brésilienne d'après les résultats obtenus au cours des campagnes de la « Calypso » et de l' « Almirante Saldanha ». Pourcentages comparés.

	Archipel des Abrolhos (Seguin, 1965)		Région de Salvador (Seguin, 1965)		Courant du Brésil entre 10° et 22° S (Macedo Saidah et Moreira-Filho, 1977)	
Diatomées						
cosmopolites	61		53		58	
tempérées-tropicales	25	38	35	45	28	42
inter-tropicales	13		10		14	
Dinoflagellés						
cosmopolites	22		21		20	
tempérés-tropicaux	51	69	47	77	58	78
inter-tropicaux	18		30		20	

La forte diversification des Diatomées signalée par Macedo Saidah et Moreira Filho (1977) et la forte proportion des Dinoflagellés traduisent, comme on pouvait s'y attendre dans ces eaux tropicales pauvres, un phytoplancton très probablement clairsemé, un système en équilibre, une population vieille, arrivée au stade final d'une « succession » selon la définition de Margalef (1956). Quelques « noyaux » de développement de Diatomées ont cependant été rencontrés. C'est le cas sur la radiale au large de Vitoria (20° S) où se situent des hauts-fonds couverts d'algues calcaires (Kempf, 1971). La présence de ces hauts-fonds provoque un biotope côtier, donc un effet fertilisant entraînant la multiplication de Diatomées typiquement néritiques comme *Nitzschia closterium* et *N. delicatissima*. Toujours selon la théorie de Margalef (*ibid.*), il y aurait donc ici retour à un stade plus jeune d'une « succession » (présence de petites Diatomées, population abondante).

2. **Région de Cabo Frio** (23° S)

Nous abordons maintenant la partie la plus méridionale de la province brésilienne sur laquelle les recherches se sont beaucoup intensifiées depuis 1973 grâce au « projecto Cabo Frio » élaboré par l'Institut de Recherche de la Marine de Rio de Janeiro.

La région du Cabo Frio présente un intérêt tout particulier puisqu'elle est marquée par un upwelling bien connu aujourd'hui grâce aux travaux de Moreira da Silva (1960, 1971, 1973, 1977*a*), Signorini (1976), Mendonça (1977), Moreira da Silva et Mendonça (1977). L'hydrologie des environs du Cabo Frio est également connue par les travaux de Ikeda (1974, 1976) qui portent sur le secteur compris entre le Cabo Frio et la baie de Guanabara. La situation hydrologique est aussi décrite par Mascarenhas et coll. (1971) entre le cap São Tomé et la baie de Guanabara.

Nous nous bornerons à rappeler ici que cet upwelling a la particularité d'entraîner les eaux profondes riches en sels nutritifs jusqu'à la couche de surface, mais seulement jusqu'à une profondeur de 40-50 m. L'upwelling maintient donc à cette profondeur des eaux dont la teneur en phosphate est de 0,7 µg at/l (fig. 6). Elles correspondent à l'isotherme de 14° C. Les caractéristiques de cette eau de résurgence (T : $< 15°$ C ; S : 35,2-35,6 ‰) montrent qu'il s'agit de l'eau centrale de l'Atlantique sud, présente en profondeur dans cet océan.

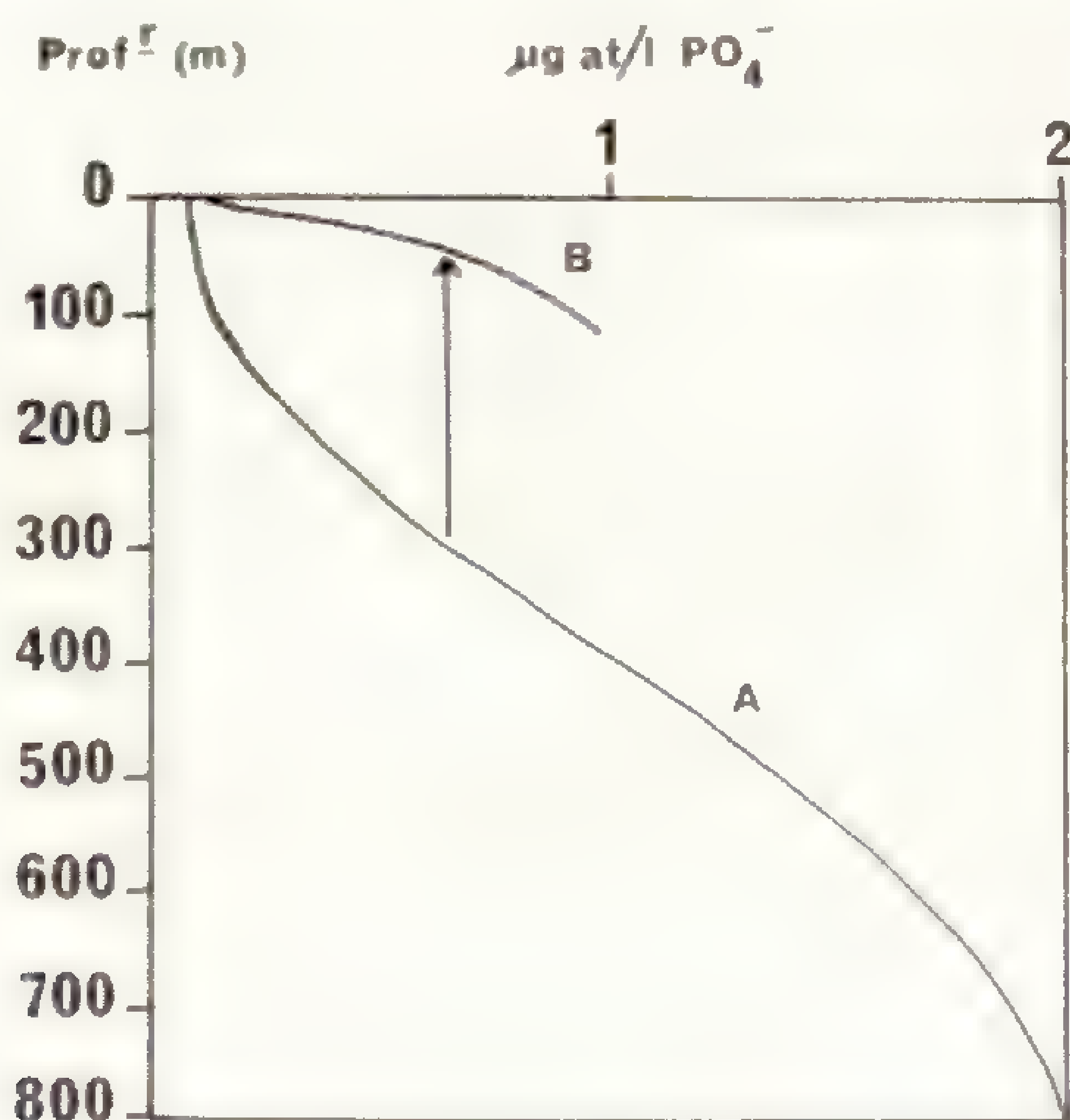


Fig. 6. — Schéma montrant le mécanisme de l'upwelling dans la région du Cabo Frio. La courbe A indique la distribution normale des phosphates dans l'Atlantique sud. La courbe B indique l'effet de l'upwelling près du Cabo Frio (d'après Moreira da Silva, 1977).

Les travaux portant sur le phytoplancton dans les parages du Cabo Frio sont très nombreux. Ils ont trait à la systématique, aux variations qualitatives et quantitatives dans le temps, à l'écologie. Beaucoup se rapportent aussi à des cultures d'algues phytoplanctoniques mais, comme ils sortent du cadre biogéographique que nous nous sommes fixé dans ce travail, bornons-nous à rappeler ici qu'il a été tenté, à partir du phytoplancton naturel, d'isoler et de cultiver les algues les plus importantes dans la chaîne alimentaire. On montre aussi que l'eau profonde (50 m), amenée dans des conditions d'éclairement favorable à la multiplication des cellules (procédé de pompage décrit par Moreira da Silva, 1977*b*), a la capacité de produire la matière organique nécessaire à l'alimentation des animaux herbivores.

a. — *Aspect qualitatif du phytoplancton. Affinité biogéographique des populations*

Macedo et coll. (1975) nous font connaître les variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton pendant près d'une année, en une station fixe située au point même de l'affleurement. Parmi les 151 espèces déterminées, la plus grande partie était des Diatomées avec surtout : *Pseudoeunotia doliolus, Rhizosolenia setigera, R. fragilissima, R. stolterfothii, Melosira sulcata, Diploneis bombus, Nitzschia closterium, N. delicatula, Coscinodiscus excentricus, C. radiatus, C. oculus-iridis, Asterionella japonica* et *Pleurosigma naviculaceum*. Les Dinoflagellés les plus représentatifs ont été des *Prorocentrum, Peridinium, Gonyaulax* et *Gymnodinium*.

Comme dans toutes les régions d'upwelling, les espèces les plus fréquentes ou les plus abondantes sont cosmopolites. La flore du Cabo Frio a une affinité très nettement tempérée (tabl. V). Les Diatomées sont prépondérantes et très diversifiées. En revanche, Macedo et coll. (1975) ne signalent qu'une vingtaine d'espèces de Dinoflagellés, la plupart étant cosmopolites.

Nous examinerons aussi les résultats fournis par Valentin et coll. (1978) à partir de 17 prélèvements effectués en février 1977 au cours d'une campagne océanographique intéressant le secteur compris entre le Cabo Frio et l'embouchure du rio Paraïba (22°30 S). Les eaux sont ici faiblement salées (< 35 ‰) et ont de fortes teneurs en silicates consécutives à une influence fluviatile (rios Paraïba, São Joao et Macaé). Cette région au nord du Cabo Frio possède donc des caractéristiques estuarines. Au cours de cette campagne, un fort vent du nord-est avait déplacé l'eau superficielle vers le Cabo Frio, provoquant ainsi une remontée intense d'eaux profondes. L'affleurement se faisait surtout sentir entre Macaé et le cap São Tomé. La côte est parallèle aux vents dominants, situation favorable à une résurgence maximale. Ainsi, près de Macaé, à une profondeur de 10 m, la température était de 14°C seulement, c'est-à-dire aussi basse qu'à proximité du Cabo Frio, point considéré comme le plus froid de toute la région (Moreira da Silva, 1973).

Le travail de Valentin et coll. (1978) aborde principalement l'aspect quantitatif du phytoplancton, que nous verrons plus loin, ainsi que les relations des communautés avec les conditions du milieu, mais une liste d'espèces est cependant donnée. Du point de vue spécifique, les Diatomées dominent largement les Dinoflagellés qui sont aussi peu diversifiés (12 espèces seulement signalées).

La majorité des espèces est cosmopolite (tabl. V).

Tableau V. — Affinité biogéographique des Diatomées dans les parages du Cabo Frio et en deux secteurs du littoral ouest-africain. Pourcentages comparés.

	Région du Cabo Frio (Valentin et coll., 1978)	Cabo Frio (Macedo et coll., 1975)	Cap Blanc (Reyssac, 1975)	Walvis Bay (Reyssac, 1973)
Espèces				
cosmopolites	82	77	68	77
tempérées-tropicales	14	17	25	19
inter-tropicales	3	5	4	3

Du point de vue de son affinité biogéographique, la flore des Diatomées peut être rapprochée de celle de la région du cap Blanc en Mauritanie (Reyssac, 1975) ou de celle de Walvis Bay (Reyssac, 1973) qui l'une et l'autre sont soumises à des affleurements (tabl. V).

Encore ici, on remarque une forte différence spécifique entre les deux bords de l'Atlantique. Si on compare la flore trouvée à proximité du Cabo Frio à celle de deux secteurs ouest-africains dont l'hydroclimat offre quelques ressemblances, on voit que 24 % des Diatomées sont communes avec la région du cap Blanc et 12 % seulement avec celle de Walvis Bay. Cette différence est due, en grande partie, à la présence près du Cabo Frio de très nombreuses Diatomées benthiques arrachées du fond par un fort courant ascendant (Macedo et coll., 1975).

b. — *Aspect quantitatif du phytoplancton*

Au nord du Cabo Frio, dans la zone étudiée par Valentin et coll. (1978), le phytoplancton est assez peu abondant (< 10^4 cellules/l en général, les stations les plus riches étant celles de la radiale de Buzios. Un « bloom » de 2. 10^6 cellules/l a été observé près du Cabo Frio, à 10 m de profondeur (fig. 7).

Comme Dandonneau (1971) l'a mis en évidence dans les eaux de Côte d'Ivoire, Valentin et coll. (1978) font également ressortir que la zone influencée par les eaux continentales est caractérisée par la présence de Diatomées du genre *Chaetoceros* : ici, *C. affine* et *C. danicum*. Cette communauté disparaît complètement aux stations non influencées par les eaux fluviatiles. La dominance des *Chaetoceros* est principalement associée au flux du rio Paraïba. Les Dinoflagellés dominent dans les eaux franchement océaniques. Une autre communauté composée de *Asterionella japonica* caractérise la masse d'eau au niveau de Macaé. Dans d'autres masses d'eau, on relève la présence de Diatomées benthiques : *Melosira nummuloides*, *M. sulcata*, et *M. monoliformis*, espèces euryhalines assez communes dans les eaux saumâtres.

L'ensemble des résultats obtenus montre que, du point de vue planctonique, la région possède les caractéristiques d'une zone d'estuaire (Valentin et coll., 1978). L'influence terrigène sur l'écosystème marin n'a pas un effet fertilisant, la prolifération de *Nitzschia delicatula* près du Cabo Frio étant une conséquence biologique de l'affleurement. Il en est de même pour la prolifération de *Chaetoceros affine* aux stations de la radiale de Buzios, des eaux profondes remontant en surface dans le golfe de Macaé.

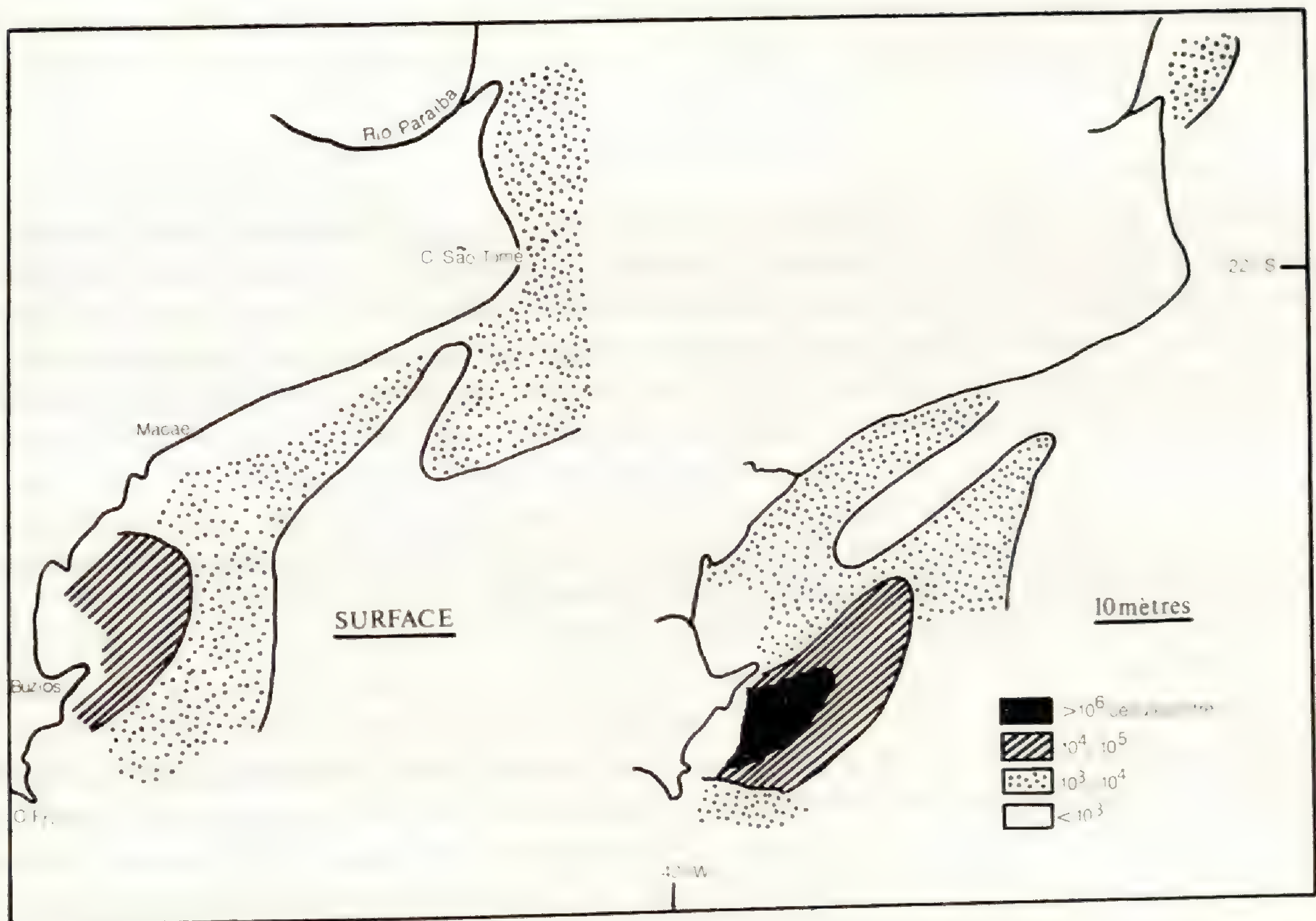


Fig. 7. — Répartition quantitative du phytoplancton en surface et à 10 m entre l'embouchure du rio Paraiba et le Cabo Frio en février 1977 (d'après Valentin et coll., 1978).

Dans une optique très écologique, Macedo et coll. (1975) définissent des communautés phytoplanctoniques en relation avec diverses structures hydrologiques à la station fixe océanique proche du Cabo Frio.

Les résultats quantitatifs sont établis à partir de comptages au microscope inversé.

Dans les eaux froides d'affleurement récent (< 15°C) le phytoplancton est très pauvre quantitativement et qualitativement. Il est surtout constitué de Diatomées benthiques. La biomasse phytoplanctonique devient plus importante lorsqu'on s'éloigne du point d'affleurement, fait constaté plusieurs fois (Margalef, 1971) et notamment dans l'upwelling mauritanien (Reyssac, 1977).

Dans les eaux chaudes, en dehors des périodes d'affleurement (> 21°C), le phytoplancton, typiquement néritique, est fortement diversifié dans toute la colonne d'eau (collectes faites entre la surface et 50 m).

Les comptages, qui s'adressent seulement aux formes du microplancton, montrent que celui-ci est resté inférieur à 5 000 cellules/l avec quelques pics dépassant 100 000 cellules/l. Les auteurs soulignent la rareté des Coccolithophorides, ce qui ne saurait surprendre puisque ces organismes sont surtout thermophiles.

Valentin et coll. (1977) arrivent aux mêmes conclusions en ce qui concerne les variations temporelles du phytoplancton : populations très pauvres et composées principalement d'espèces benthiques quand la température est inférieure à 15°C, populations plus abondantes

et constituées d'espèces néritiques lorsque diminue le phénomène. Cette diminution s'accompagne d'une structure thermique favorable aux mélanges verticaux, conditions propices au développement des cellules. Les résultats quantitatifs qu'ils donnent (comptages portant uniquement sur les Diatomées et Dinoflagellés du microplancton) sont du même ordre que ceux indiqués précédemment.

Il semble que ce secteur du Cabo Frio soit soumis à des conditions hydrologiques qui varient très rapidement dans le temps. VALENTIN et coll. (1977) constatent que ces perturbations hydrologiques peuvent avoir une périodicité inférieure à deux jours. Seules des observations très rapprochées dans le temps permettent de suivre le phénomène et ses effets biologiques. Ainsi, le 21 mars à 12 h, ces auteurs observent que l'isotherme de 15ºC, généralement à 50 m de profondeur, s'est très rapidement rapprochée de la surface et occupe, à cette heure, son point le plus élevé. Vingt-quatre heures plus tard, l'isotherme de 15ºC est de nouveau à 50 m. Enfin, le 23 mars, la colonne d'eau normalement stratifiée du point de vue thermique, est devenue homogène et on se trouvait donc dans des conditions de mélanges verticaux favorables à la prolifération des cellules.

Les dosages de la chlorophylle a effectués en surface par VALENTIN et coll. (*ibid.*) montrent des maxima de 1,52 à 1,80 mg m^{-3}, mais en général les teneurs ne dépassent pas 0,5 mg m^{-3}.

Si on compare ces résultats à ceux que l'on obtient dans l'upwelling du cap Blanc, on constate que les valeurs de chlorophylle a sont très nettement supérieures dans ce dernier. A la station la plus proche du point d'affleurement, REYSSAC (1977) obtient les résultats suivants : maxima compris entre 8,89 mg m^{-3} en septembre-novembre et 25,57 mg m^{-3} en avril-mai, période pendant laquelle l'upwelling est le plus intense. Pour la période septembre-novembre, la teneur moyenne était de 1,65 à 4,35 mg m^{-3} et, pour la période avril-mai, de 2,19 à 8,33 mg m^{-3}.

La richesse des eaux près du Cabo Frio est donc bien moindre que celle des eaux mauritaniennes. Elle se rapproche, en revanche, de celle des eaux de Côte d'Ivoire en période d'upwelling. Pendant cette période, REYSSAC (1970) trouve des moyennes de 0,80 mg m^{-3} avec des pics supérieurs à 2 et même 3 mg m^{-3}.

En ce qui concerne les numérations de cellules (microplancton uniquement) au microscope inversé, DANDONNEAU (1973) indique pour la Côte d'Ivoire des valeurs comparables à celles trouvées dans les parages du Cabo Frio mais signale cependant des pics supérieurs à 300 000 cellules/l. Dans les parages du cap Blanc, en revanche, l'effectif des Diatomées qui constitue l'essentiel de la biomasse phytoplanctonique, dépasse souvent 1 million de cellules/l (REYSSAC, 1977).

C. — PROVINCE PAULISTE

La limite nord de la province pauliste est marquée par la zone froide du Cabo Frio, mais nous verrons que l'effet fertilisant provoqué par ce phénomène est très localisé. La limite sud de cette province se situerait, selon ALVES COELHO et ARAUJO RAMOS (1972), vers 28º S, soit approximativement au niveau de la frontière entre l'état de Santa Catarina et celui du Rio Grande du Sud (fig. 1).

Les travaux dont nous disposons ici sont très nombreux mais essentiellement limités à certains points côtiers dont les conditions du milieu se rapprochent de celles des milieux lagunaires ou d'estuaires : baie de Guanabara (état de Rio de Janeiro), baies de Ubatuba et de Santos, région lagunaire de Cananéia (état de São Paulo), baies de Paranagua et de Guaratuba (état du Paraná).

Chacun de ces secteurs possède ses caractéristiques propres : eaux plus ou moins diluées par des apports de rivières, pollution plus ou moins intense. En raison de cette hétérogénéité, nous estimons préférable de traiter de ces différentes régions successivement, en envisageant l'aspect qualitatif et quantitatif du phytoplancton de chacune d'elles en fonction des conditions particulières du milieu. Mais, auparavant, il faut rappeler quelle est la situation hydrologique dans la zone océanique de cette province pauliste.

Sur cette partie de la côte brésilienne, aucun phénomène de remontée d'eau ne se manifeste. On peut y distinguer quatre types d'eau (Moreira, 1976) :

— les eaux tropicales (S : > 36 ‰ ; T : > 20°C) qui sont celles du courant du Brésil : nous avons vu que ce courant longeait la côte à partir du cap São Roque (entre 5 et 6° S) ;

— les eaux subtropicales (S : 35 à 36 ‰ ; T : 10 à 20°C), sous-jacentes aux eaux tropicales et de direction nord ;

— les eaux de plate-forme (S : 35 à 36 ‰ ; T : > 20°C) résultat d'un mélange des deux catégories déjà mentionnées avec les eaux côtières ;

— les eaux côtières (S : < 35 ‰ ; T : > 20°C) résultant d'un mélange avec les eaux douces continentales.

1. **Baie de Guanabara et secteur océanique voisin** (22° 50′ S)

Dans la baie de Guanabara et le secteur océanique avoisinant, les recherches se sont intensifiées ces dernières années, d'abord sous l'impulsion de la FEEMA [1], puis de l'Université Santa Úrsula de Rio de Janeiro. C'est là une initiative très heureuse car, sur le plan du phytoplancton, les recherches étaient à la fois rares et partielles (Faria et Cunha, 1917 ; Oliveira, 1950 ; Moreira Filho, 1964 ; Moreira Filho et coll., 1977).

Avant d'envisager la baie de Guanabara, nous verrons d'abord le secteur océanique voisin à travers le travail de Moreira Filho (1964) qui porte sur dix récoltes au filet effectuées entre le Cabo Frio et Rio de Janeiro, puis celui de Moreira Filho et coll. (1977) qui étudient le microphytoplancton en treize stations situées dans les mêmes parages après récoltes au filet (vide de mailles : 100 nm). Nous terminerons par le travail de Sevrin-Reyssac et coll. (1979) qui s'adresse à une aire très limitée dans l'espace (zone influencée par un des plus importants égouts de Rio de Janeiro). Les variations quantitatives du phytoplancton y sont suivies pendant trois mois.

Les récoltes inventoriées par Moreira Filho (1964) se situent toutes sur le plateau continental. Les plus éloignées de la côte sont dans des eaux « tropicales », les plus rapprochées dans des eaux de « plate-forme ». Ces observations ont été faites à la fin de l'hiver (septembre), période pendant laquelle les températures superficielles étaient de 20 à 22°C.

1. Fundação Estadual de Engenharia do Meio Ambiente (organisme surtout chargé du contrôle de la qualité des eaux).

Les eaux sont pauvres en éléments nutritifs : teneurs en phosphates de l'ordre de 0,1 à 0,3 µg/l.

Le travail de Moreira Filho est essentiellement un inventaire des Diatomées. Quatre-vingt-dix espèces sont identifiées parmi lesquelles dominent : *Biddulphia sinensis*, *B. mobiliensis*, *Bacteriastrum hyalinum*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *R. alata*, *R. setigera*, *Chaetoceros affine*, *C. compressum*, *Stephanopyxis turris*, *S. palmeriana*, *Thalassionema nitzschioides*, *Synedra tabulata*, *Skeletonema costatum*, *Coscinodiscus gigas*, *C. asteromphalus*, et *C. jonesianus*.

La présence d'espèces thermophiles comme *Biddulphia sinensis*, *B. mobiliensis*, *Asterolampra marylandica*, *Bacteriastrum hyalinum*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Coscinodiscus gigas* ou d'espèces dont l'affinité est plus nettement inter-tropicale comme *Stephanopyxis palmeriana* et *Coscinodiscus jonesianus* traduisent une influence du courant du Brésil (eaux tropicales). En revanche, d'après Moreira Filho (*ibid.*), *Asteromphalus hookerii* serait indicatrice des eaux antarctiques et sub-antarctiques (influence du courant des Falklands). Il semble que le point le plus septentrional où elle ait été trouvée soit le Cabo Frio (Macedo et coll., 1975).

Sur le plan biogéographique, les peuplements étudiés par Moreira Filho (1964) ont une affinité comparable à ceux prélevés au niveau même ou dans les parages nord du Cabo Frio (Macedo et coll., 1975 ; Valentin et coll., 1978). La proportion des espèces thermophiles est relativement faible : 76 % de Diatomées cosmopolites, alors que 19 % sont tempérées-tropicales et 5 % inter-tropicales.

Sur le plan quantitatif, Moreira Filho (1964) note une diminution des effectifs de la côte vers le large, les populations proches du rivage étant plus diversifiées sur le plan spécifique.

Les récoltes inventoriées par Moreira Filho et coll. (1977) ont été faites en été (décembre). C'est probablement en raison de leur caractère estival que les pêches ont fourni plus d'espèces thermophiles que celles du mois de septembre. La proportion des Diatomées cosmopolites n'est plus que de 67 % mais, malgré le caractère plus chaud de la flore comme en atteste l'abondance de certaines Diatomées thermophiles (*Climacodium frauenfeldianum*, *Hemiaulus membranaceus*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Planctoniella sol*), les influences froides persistent avec encore la présence de *Asteromphalus hookerii*. Ce travail confirme bien que nous nous trouvons ici dans une zone intermédiaire entre une province tropicale et une province tempérée.

Les résultats quantitatifs donnés par Sevrin-Reyssac et coll. (1979) au large de Rio de Janeiro, à proximité de l'égout sous-marin déjà mentionné, montrent que le phytoplancton est assez pauvre malgré l'influence fertilisante qu'aurait pu avoir l'arrivée importante de résidus domestiques sur le développement des cellules. Pendant la période des observations (mai à juillet 1978), les concentrations en chlorophylle a ont été rarement supérieures à 1 mg m^{-3}. Les moyennes mensuelles, comprises entre 0,5 et 1 mg m^{-3}, sont du même ordre de grandeur que celles trouvées dans d'autres régions littorales tropicales soumises à des influences continentales fertilisantes. En Côte d'Ivoire, par exemple, Reyssac (1970) trouve une moyenne annuelle de 0,55 mg m^{-3} sur les fonds de 25 m. Dans les eaux côtières de Madagascar, Sournia (1968) obtient des valeurs comparables. Soulignons aussi que les quantités de chlorophylle a que nous venons d'indiquer pour la région de Rio de Janeiro sont également très proches de celles du point fixe océanique étudié par Valentin et coll.

(1977) dans les eaux de l'upwelling de Cabo Frio. Nous avons vu que ces auteurs indiquaient des maxima de 1,52 à 1,80 mg m^{-3}, tout en constatant qu'en général les teneurs ne dépassaient pas 0,5 mg m^{-3}. La principale influence fertilisante à laquelle sont soumises les stations à proximité de Rio de Janeiro est, vraisemblablement, liée à une arrivée d'eau très polluée provenant de la baie de Guanabara.

Ces dernières années, une grande attention a été portée aux problèmes de la pollution en baie de Guanabara. Cette baie de 400 km^2 constitue une zone de très grande ressource biologique et sa richesse sur le plan ichtyologique est bien connue. Il n'est donc pas vain d'insister sur ce qu'a de regrettable, ou plutôt de catastrophique, le fait qu'elle soit devenue un des secteurs les plus pollués de la côte brésilienne. Les travaux menés par la FEEMA montrent que les rejets de matériaux organiques et de déchets divers sont si importants qu'ils peuvent parfois former de véritables masses d'effluents solides flottant à la surface des eaux. Ces masses de déchets, sortes d'îles flottantes, sont entraînées par les courants en dehors de la baie. Elles peuvent atteindre des dimensions considérables. On en a signalé une qui avait 150 km de long et 20 km de large.

Très peu de rejets d'égout sont traités avant d'être déversés dans la baie. A cette pollution domestique, s'ajoute une pollution industrielle considérable. Selon la FEEMA, 5 000 industries rejettent leurs déchets dans la baie.

Celle-ci reçoit, surtout dans sa partie nord, de nombreuses petites rivières qui diluent ses eaux. Les salinités, qui sont voisines de 34 $^0/_{00}$ à l'entrée de la baie, sont inférieures à 30 $^0/_{00}$ dans la partie la plus interne. Les températures sont du même ordre que dans la zone océanique adjacente soit de 22 à 24°C en moyenne pendant la période hivernale (Sevrin-Reyssac et coll., 1979).

L'étude systématique du phytoplancton de la baie est en cours, notamment grâce aux récoltes faites par l'Université Santa Úrsula. La liste donnée par Faria et Cunha (1917) est très sommaire, mais cet auteur ainsi qu'Oliveira (1950) nous apprennent que des eaux rouges s'y sont manifestées, entraînant la mort de plusieurs espèces de poissons. Ces eaux rouges seraient dues à la prolifération de Dinoflagellés : *Glenodinium trochoideum*, *Prorocentrum*, *Noctiluca miliaris* mais aussi à celle des Cyanophycées.

Les principales espèces signalées par Sevrin-Reyssac et coll. (1979) pendant la période mai-juillet 1978 sont *Cyclotella meneghiniana*, *C. striata*, *Thalassiosira* sp., *Rhizosolenia fragilissima*, *Nitzschia closterium*, *Skeletonema costatum*, *Gonyaulax diacantha*, *G. catenata* et *Prorocentrum micans*. Il s'agit là d'un peuplement côtier à caractère saumâtre.

Pendant cette période, les Cyanophycées et les Diatomées de petite taille formaient l'essentiel de la biomasse phytoplanctonique (fig. 9).

L'importance des Cyanophycées est considérable dans la baie de Guanabara, surtout dans la partie nord (fig. 9). On les trouve fréquemment à raison de plusieurs dizaines de millions de filaments par litre. Une concentration de 45 millions de filaments/l a même été rencontrée.

Les Diatomées forment également des peuplements très denses dans toute la baie : souvent plus de 5 millions de cellules/l et près de 27 millions de cellules/l dans la partie la plus interne.

Quant aux Flagellés nus, ils constituent, dans la majorité des récoltes, une part importante de la biomasse phytoplanctonique (30 à 35 % en moyenne). Dans la partie la plus interne de la baie, ils ont dépassé 10 millions de cellules/l. Comme pour l'ensemble du phy-

toplancton, les populations ont toujours été moins importantes aux stations les plus proches de l'entrée de la baie (Sevrin-Reyssac et coll., 1979).

Les conditions du milieu dans la baie de Guanabara (conditions dues à la pollution en particulier) paraissent tout à fait favorables au développement d'un Phytoflagellé appartenant au groupe des Chloromonadines. Des pullulations de ces organismes ont, à plusieurs reprises, provoqué des phénomènes d'eaux rouges (jusqu'à près de 20 millions de cellules/l) sans qu'il ait été observé de mortalité de poissons (Sevrin-Reyssac et coll., *ibid.*).

Les concentrations en chlorophylle a sont très importantes surtout dans la partie la plus interne où elles dépassent fréquemment 20 mg m^{-3}. La valeur maximale relevée par les mêmes auteurs correspondait à un prélèvement fait dans des eaux rouges : 47,7 mg m^{-3}.

La production primaire mesurée *in situ* par la méthode du 14C est également très élevée : moyennes mensuelles supérieures à 600 mgC m^{-3} j^{-1}, le maximum observé étant de 1 374 mgC m^{-3} j^{-1}.

La richesse exceptionnelle du phytoplancton dans la baie de Guanabara doit être considérée comme caractéristique d'une région eutrophique.

Dans quelle mesure peut-on comparer les résultats obtenus dans un milieu si profondément modifié à ceux provenant d'autres eaux côtières dont les caractéristiques sont restées naturelles ?

Nous avons voulu cependant rapprocher les données concernant la baie de Guanabara à celles d'une baie africaine de superficie à peu près égale et située, comme la baie de Guanabara, à proximité d'un tropique (21° N). Il s'agit de la baie du Lévrier, en Mauritanie (tabl. VI).

Tableau VI. — Comparaison de quelques caractéristiques concernant le phytoplancton de la baie de Guanabara (Sevrin-Reyssac et coll., 1979) et de la baie du Lévrier (Reyssac, 1977).

	Baie de Guanabara	Baie du Lévrier
Source d'enrichissement des eaux	pollution d'origine variée	upwelling
Nombre total de cellules	> 10 millions/l fréquemment	1 à 2 millions/l
Groupes dominants	Diatomées, Cyanophycées	Diatomées, Dinoflagellés, Coccolithophoridées
Eaux rouges	Chloromonadines	*Gymnodinium galatheanum*
Chlorophylle a	> 20 mg m^{-3} fréquemment	< 10 mg m^{-3} en général
Maximum de chlorophylle a observé	47,7 mg m^{-3} (prolifération de Chloromonadines)	45 mg m^{-3} (prolifération de Diatomées)
Production primaire *in situ* (14 C)	> 600 mg m^{-3} j^{-1}	< 500 mg m^{-3} j^{-1}
Maximum de production observé en surface	1374 mg m^{-3} j^{-1}	929 mg m^{-3} j^{-1}
Maximum de production observé pour l'ensemble de la couche eutrophique	3,6 gC m^{-2} j^{-1}	3,0 gC m^{-2} j^{-1}

Bien que les eaux de la baie du Lévrier soient déjà souillées localement par des rejets industriels et domestiques, le degré de pollution n'est en rien comparable à celui de la baie de Guanabara. Il est donc encore possible de considérer, surtout à la période où ont été faites les observations (1972 et 1973), que les phénomènes biologiques n'étaient pas modifiés par une pollution. On peut constater (tabl. VI) que les valeurs obtenues en baie de Guanabara sont très nettement supérieures à celles de la baie du Lévrier, c'est-à-dire que l'effet fertilisant, dû à l'intense pollution dont nous avons parlé, provoque un développement du phytoplancton plus important que dans une des zones les plus riches du monde grâce à un upwelling quasi permanent.

Avant d'envisager le phytoplancton de la côte de l'état de São Paulo, signalons que des recherches sur le phytoplancton sont en cours dans la baie de Sepetiba et Ilha Grande (fig. 1). Très riche sur le plan ichtyologique, cette baie dont la superficie est supérieure à celle de la baie de Guanabara, se situe sur le littoral sud de l'état de Rio de Janeiro, c'est-à-dire qu'elle est peu éloignée de la baie de Guanabara.

Un travail très sommaire de Oliveira (1946), qui identifie quelques espèces récoltées au filet, nous fait savoir que les Dinoflagellés du genre *Ceratium* y sont bien représentés mais que les Diatomées sont dominantes avec principalement des *Chaetoceros*.

2. **Baie de Ubatuba** (22° 30′ S)

Du point de vue hydrologique, cette baie est occupée soit uniquement par des eaux côtières, de salinité inférieure à 35 ‰ et pouvant même atteindre 33 ‰ en période de pluies, soit à la fois par des eaux côtières et des eaux de « plate-forme » (Almeida Prado, 1962). Pendant l'hiver, les températures superficielles sont de l'ordre de 22°C. Elles dépassent 27°C en été (Teixeira, 1973*a*).

Laissant de côté le travail de Kutner (1961) sur les Diatomées benthiques, nous ferons ici mention de celui de Almeida Prado (1962) qui étudie le phytoplancton récolté au filet en quatre stations pendant l'été (octobre-décembre 1960).

L'auteur constate que les populations sont plus denses dans les eaux de « plate-forme » que dans les eaux côtières et que, par ailleurs, l'abondance du phytoplancton augmente lorsqu'on se rapproche de la fin de l'année. Nous verrons que ce maximum estival est aussi constaté en d'autres points de la côte pauliste.

Des dosages de la chlorophylle a et des mesures de la production primaire par le ^{14}C (méthode *in situ*) ont été effectués en hiver et en été par Teixeira (1973*a*). La chlorophylle a est beaucoup plus abondante en été (jusqu'à 4,2 mg m^{-3} en surface) qu'en hiver. C'est au mois d'août qu'a été trouvée la valeur minimale : 1,1 mg m^{-3}. Les mesures ayant été faites dans toute la colonne d'eau, on peut voir que les différences sont peu accentuées entre les différents niveaux étudiés. Toutefois, c'est aux profondeurs correspondant à 25 % ou 10 % de l'éclairement superficiel que sont les teneurs les plus élevées.

Teixeira (1973*a*) estime que, dans cette région, le facteur limitant la multiplication des cellules est la concentration en nitrates. En effet, la concentration en phosphates est relativement élevée puisqu'elle est parfois supérieure à 1 µg at/l. Teixeira (*ibid.*) constate que l'addition de nitrates fait passer la quantité de chlorophylle a de 1,62 à 7,56 mg m^{-3} après 53 heures d'incubation.

La production primaire est également beaucoup plus élevée en été (jusqu'à 337,92

mg C m^{-3} j^{-1}) qu'en hiver (56,80 mg C m^{-3} j^{-1}). A partir des données fournies par Teixeira (*ibid.*), nous avons calculé la production totale journalière de l'ensemble de la couche d'eau [1]. D'après ces estimations, elle serait de 146 et 649 mg C m^{-2} j^{-1} respectivement en hiver et en été à la station la plus côtière, et de 248 et 987 mg C m^{-2} j^{-1} à la sortie de la baie. Pour expliquer les résultats moins élevés à la station la plus proche du rivage, il faut préciser que, vu la faible profondeur, les expériences n'ont pas pu être faites aux niveaux correspondant à 25 % et 1 % de l'éclairement lumineux superficiel, alors que les mesures ont été réalisées dans l'ensemble de la couche euphotique à l'autre station.

Ces résultats montrent que les eaux de Ubatuba sont relativement riches. Pour Teixeira (1973*a*), elles seraient soumises à deux sources d'enrichissement : une influence des eaux froides d'origine océanique et, en saison des pluies, une arrivée d'eaux continentales enrichies par des apports terrigènes.

3. **Baie de Santos** (24° S)

Avec la baie de Santos, nous retrouvons un milieu dont la pollution est comparable à celle de la baie de Guanabara. Elle reçoit une très grande quantité de résidus organiques ou inorganiques d'origine domestique ou industrielle. Galvão (1978) y effectue une étude quantitative du phytoplancton en trois stations (fig. 8). Sur le plan qualitatif, cet auteur signale, parmi les principales espèces : *Skeletonema costatum* qui représente, en moyenne, 45 % des populations, *Nitzschia closterium*, *Asterionella japonica* et *Leptocylindrus* sp.

Des anomalies morphologiques sont relevées sur les *Skeletonema* et *Leptocylindrus*. Galvão (1978) relie ces anomalies à la présence de produits toxiques provenant des égouts ou des industries. Ces aberrations morphologiques pourraient être causées par une altération de la composition ionique du milieu dû à un excès de sels nutritifs ou à la présence de métaux lourds.

Dans ces mêmes parages, Souza (1950) étudiant les variations morphologiques dans le genre *Ceratium*, trouve un échantillon anormal de *C. furca*. Celui-ci était pourvu d'un troisième prolongement sur la plaque antapicale droite.

Mais c'est surtout sur le plan quantitatif que Galvão (1978) donne des résultats d'un grand intérêt. Comme dans la baie de Guanabara, les conditions de pollution provoquent ici un intense développement du phytoplancton (fig. 9). Les populations les plus denses se rencontrent en été, cette richesse correspondant au maximum des précipitations et de la radiation solaire (jusqu'à 51,2 $\times$ 10^6 cellules/l). L'importance moyenne du phytoplancton a varié de 14 à 21,4 $\times$ 10^6 cellules/l aux trois stations étudiées de février à décembre 1976. La phase de déclin se situe en hiver (minimum : 74 $\times$ 10^3 cellules/l). Ce sont là des valeurs du même ordre de grandeur que celles données par Sevrin-Reyssac et coll. (1979) dans la baie de Guanabara (fig. 9).

Dans la baie de Santos, le phytoplancton paraît peu diversifié puisque, d'après Galvão (1978), près de 85 % des cellules est constitué par quatre genres de Diatomées : *Skeletonema* (45 %), *Cyclotella* (14 %), *Leptocylindrus* (13 %) et *Chaetoceros* (11 %). Le déve-

1. Si P1, P2, P3 sont les productions en mg C m^{-3} j^{-1} aux profondeurs p1, p2, p3..., la production totale journalière par mètre carré et par jour est égale à : $\frac{P1\ P2}{2}(p2 - p1) + \frac{P2\ P3}{2}(p3 - p2) + \ldots\ldots$

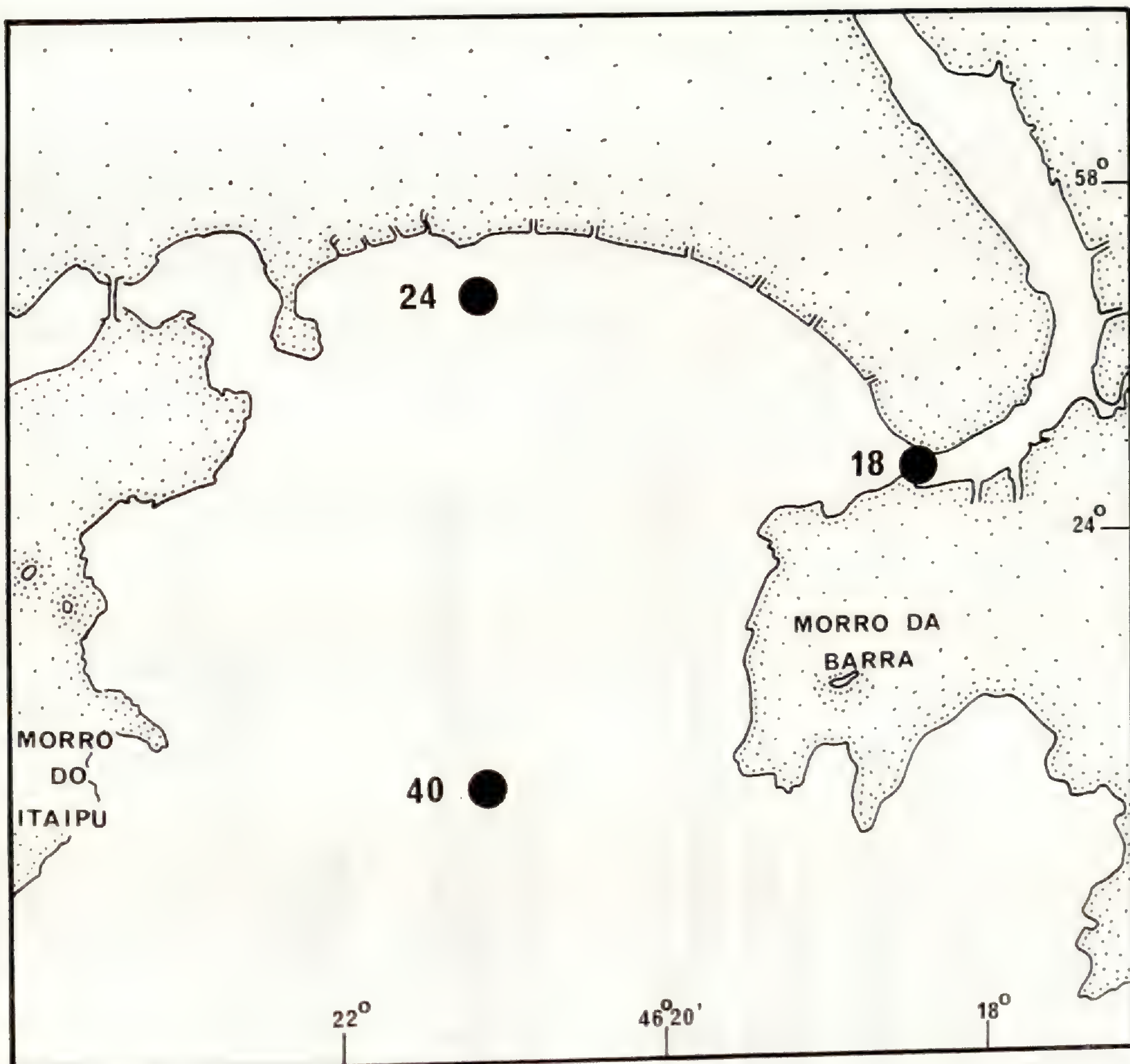


Fig. 8. — Position des stations étudiées par Galvão (1978) en baie de Santos.

loppement des *Skeletonema* peut devenir considérable puisque le même auteur signale un maximum estival de 39 × 10^6 cellules/l.

Les quantités de chlorophylle a trouvées par Galvão (*ibid.*) sont également très élevées et caractéristiques d'une région eutrophique : variations comprises entre 3,5 et 55,3 mg m^{-3}. Même en hiver, période correspondant à un certain déclin du phytoplancton, Galvão indique jusqu'à 22,0 mg m^{-3}. Cette région est aussi caractérisée par de fortes variations temporelles et spatiales de ce pigment (fig. 10). Ce type de variation est d'ailleurs habituel dans de tels milieux (Caperon et coll., 1971).

Si nous rapprochons ces résultats de ceux obtenus à la même saison par Sevrin-Reyssac et coll. (1979) dans la baie de Guanabara, nous voyons que l'ordre de grandeur est semblable dans les deux secteurs. Dans la partie la plus interne de la baie de Guanabara, les

quantités de chlorophylle a sont même nettement plus élevées. En revanche, à l'extérieur de la baie, l'importance de la chlorophylle a comme les résultats des numérations de cellules sont bien moindres que dans la baie de Santos (fig. 9).

Les résultats des mesures de production primaire effectuées par Galvão montrent aussi des valeurs très fortes avec un maximum estival : 48,0 à 488,4 mg C m^{-3} h^{-1} en été, 22,6 à 204,2 mg C m^{-3} h^{-1} en hiver. Une estimation de la production journalière pour les eaux de superficie donne : 242 à 2 354 mg C m^{-3} j^{-1} en hiver et 524 à 6 344 mg C m^{-3} j^{-1} en été. On constate donc, comme pour la chlorophylle a, des variations saisonnières bien marquées.

Des productions aussi élevées se retrouvent dans d'autres eaux eutrophiques comme celles de la baie de Guanabara (Sevrin-Reyssac et coll., 1979).

Remarquons d'autre part que, si ces deux baies sont le siège d'un important développe-

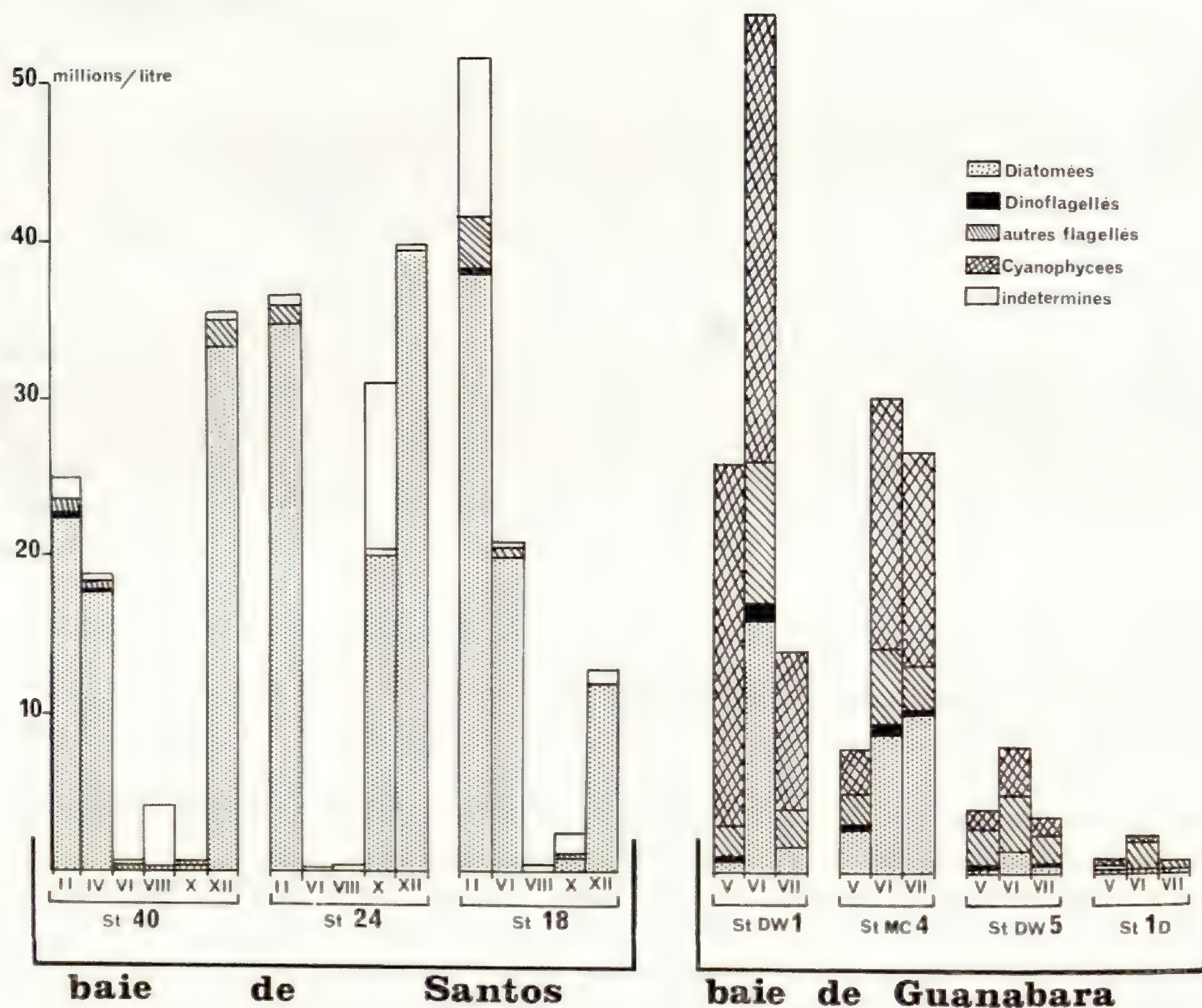


Fig. 9. — Variations quantitatives comparées du phytoplancton en baie de Santos (d'après les données de Galvão, 1978) et en baie de Guanabara (d'après Sevrin-Reyssac et coll., 1979). Pour la position des stations en baie de Santos, se reporter à la figure 8. Dans la baie de Guanabara, l'emplacement des stations est le suivant : DW1 dans la partie la plus interne de la baie, MC4 dans la zone intermédiaire, DW5 près de la sortie. La station 1D, extérieure à la baie, se trouve en zone côtière, au niveau de Rio de Janeiro.

ment des Diatomées, en revanche les Cyanophycées, si abondantes dans la baie de Guanabara, sont très rares dans celle de Santos (fig. 9).

Il semble que les résultats se rapportant à la baie de Santos soient difficilement comparables à ceux d'autres régions littorales de la province pauliste non soumises à une aussi forte pollution comme les baies de Ubatuba et de Cananéia, par exemple. En revanche, on retrouve ici des conditions similaires à celles de la baie de Guanabara du point de vue du degré d'eutrophisation. Il s'ensuit, dans ces deux secteurs, un développement anormalement intense du phytoplancton.

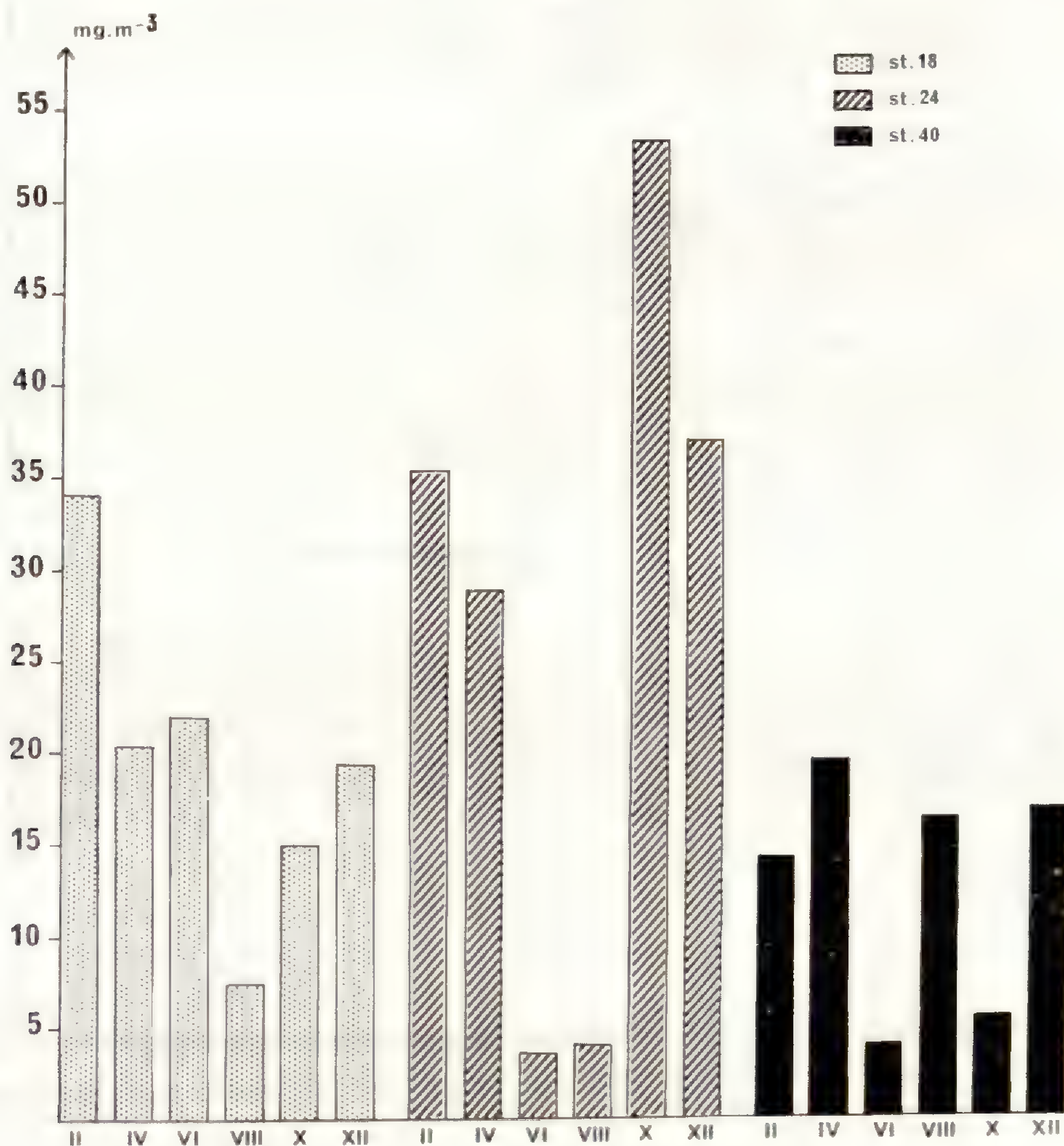


Fig. 10. — Concentrations de la chlorophylle a à 3 stations situées en baie de Santos (d'après les données fournies par Galvão, 1978). Pour la position des stations, voir la figure 8.

4. **Baie de Cananéia** (25° S)

Cette zone lagunaire bordée de mangroves (fig. 11) est le point de la province pauliste le mieux étudié, notamment grâce à l'Institut océanographique de São Paulo. On trouve ici bon nombre de travaux tant systématiques, Carvalho (1950), Teixeira et Kutner (1961), que quantitatifs : Garcia Occhipinti et coll. (1961), Teixeira et Kutner (1962), Teixeira et coll. (1965 et 1967), Tundisi et Teixeira (1968), Teixeira (1969), Tundisi (1969), Aidar (1970*a*) et Kutner (1972).

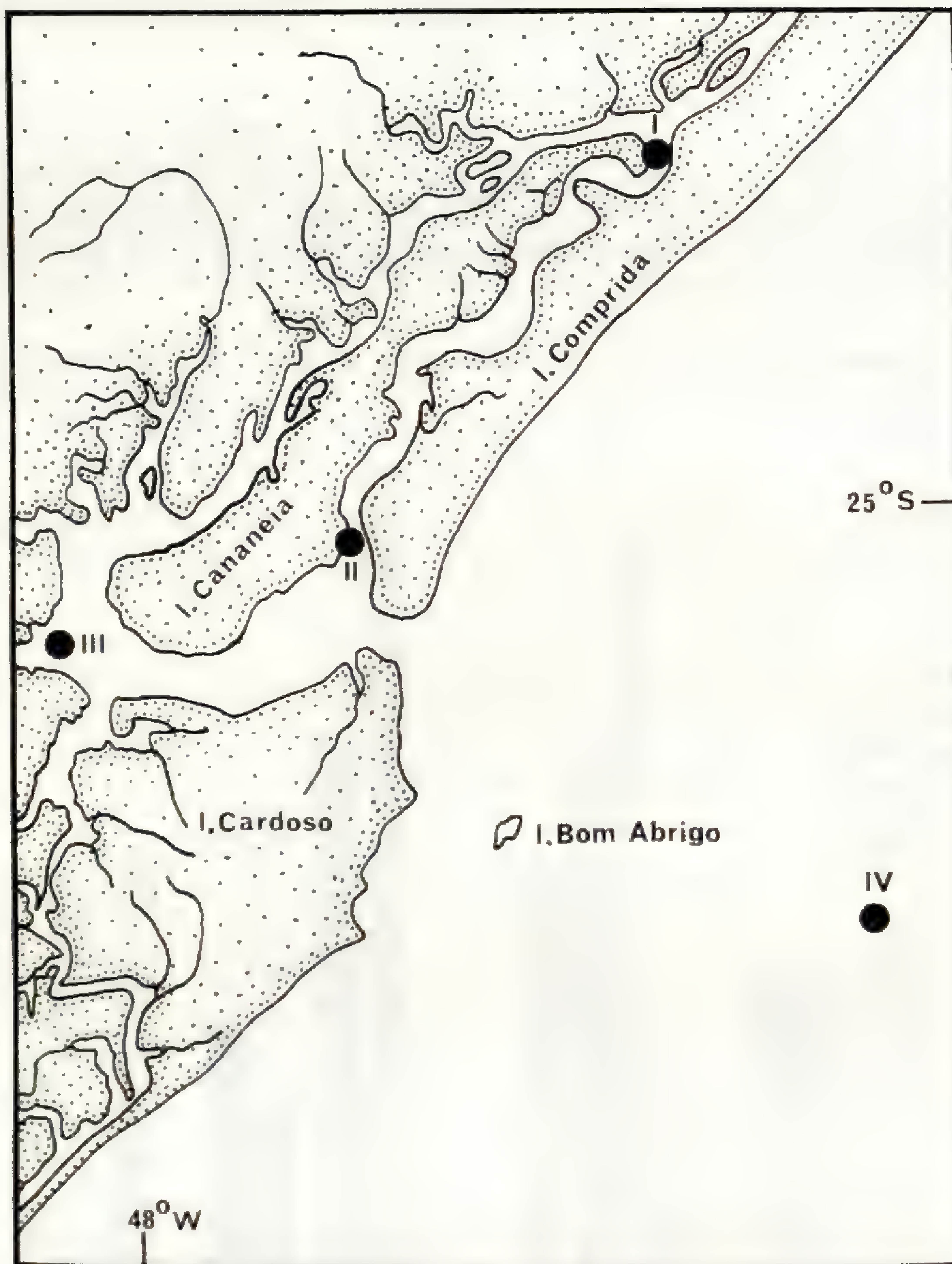


Fig. 11. — La région lagunaire de Cananéia. Position des récoltes effectuées par Teixeira et coll. (1965).

Dans le cadre de notre étude qui envisage les aspects qualitatifs, quantitatifs et biogéographiques du phytoplancton, nous nous bornerons à citer les travaux plutôt axés sur les problèmes de culture (Vieira, 1977) ou de méthodologie comme ceux de Teixeira (1973*b*) et de Aidar (1970*a*), ce dernier auteur comparant les résultats de production primaire obtenus à Cananéia en utilisant la méthode *in situ* et *in situ* simulé.

Par ailleurs, certains auteurs ont réalisé des séries d'expériences sur le fractionnement du phytoplancton pour juger du rôle joué dans la fixation du 14C par les différentes catégories de taille de cellules (Tundisi et Teixeira, 1968 ; Tundisi, 1969). Nous les verrons très brièvement.

Le principal intérêt de cette région est qu'elle possède plusieurs types de milieux, très différents les uns des autres.

Du point de vue climatologique, les caractéristiques sont les mêmes que plus au nord dans la région de Rio.

Le maximum des pluies se situe en été, le minimum en hiver. La salinité est donc sous la dépendance de ce régime mais elle reste très basse dans tout le secteur (voisine en général de 30 ‰). Les valeurs les plus faibles se rencontrent en été. Une salinité de 5,22 ‰ a été signalée dans l'un des nombreux bras de ce système complexe formé d'un ensemble de petits estuaires auxquels s'ajoutent quelques lagunes côtières (fig. 11).

Les températures estivales en surface peuvent dépasser 25°C alors qu'en hiver elles sont de 19 à 20°C.

Dans un travail s'adressant uniquement aux Diatomées, Teixeira et Kutner (1961) définissent trois types de communauté en rapport avec la salinité :

— dans les eaux à faible variation de la salinité, mais à salinité élevée (type océanique), les espèces caractéristiques seraient : *Chaetoceros costatum*, *C. curvisetum*, *Corethron hystrix*, *Rhizosolenia hyalina*, *Ditylum brightwellii* ;

— dans les eaux à forte variation de salinité (de 12 à 23 ‰) on trouverait *Lauderia borealis*, *Skeletonema costatum*, *Guinardia flaccida*, *Rhizosolenia alata*, *Leptocylindrus danicus* et *Schröederella delicatula* ;

— dans les eaux ayant constamment une basse salinité, les espèces caractéristiques seraient : *Pinnularia interrupta*, *P. latevittata*, *Hidrosera triquetra*, *Eunotia major*, *E. pectinalis* var. *elongata* et *Cyclotella meneghiniana*.

D'une façon générale, les Diatomées constituent toujours les éléments dominants à Cananéia. Teixeira et coll. (1965) y trouvent des *Skeletonema* en nombre considérable. Parmi les Dinoflagellés, les genres les mieux représentés seraient, selon les mêmes auteurs : *Ceratium*, *Noctiluca*, *Dinophysis*, *Peridinium*, *Prorocentrum*, *Exuviaella*, *Goniaulax*, *Gymnodinium* et *Ornithocercus*.

La présence des Coccolithophoridés est surtout liée aux eaux océaniques. Ces organismes sont peu fréquents dans les eaux saumâtres. Nous l'avons déjà vu dans la région influencée par l'estuaire de l'Amazone. Reyssac et coll. (1979) notent aussi leur faible fréquence dans la baie de Guanabara.

Quant aux Chlorophycées, Teixeira et coll. (1965) les signalent comme très abondantes, surtout dans les eaux les plus dessalées. Quelques « blooms » de Cyanophycées (*Oscillatoria*) sont aussi observés par ces auteurs.

Carvalho (1950), inventoriant 70 pêches au filet provenant du Rio Maria Rodrigues, l'un des estuaires appartenant au « complexe » de Cananéia, donne une liste de 32 Diatomées et de 8 Dinoflagellés. Il souligne le caractère tempéré de cette flore qui comporte surtout des espèces cosmopolites avec, en particulier, *Coscinodiscus excentricus*, *C. radiatus*, *C. granii*, *Chaetoceros curvisetum*, *Thalassionema nitzschioides* et *Thalassiothrix frauenfeldii*.

D'après l'inventaire fait par cet auteur, on peut en effet estimer à moins de 1 % la proportion des espèces thermophiles. La rareté des Dinoflagellés contribue aussi à souligner le caractère peu thermophile de la flore planctonique.

Pour définir l'affinité biogéographique du phytoplancton de cette partie de la côte brésilienne, nous utiliserons la liste donnée par Teixeira et Kutner (1961) qui signalent

162 espèces de Diatomées à Cananéia. En raison de leur très grande rareté, nous ne tiendrons pas compte des Dinoflagellés. Ainsi, à Cananéia, comme le soulignent plusieurs auteurs, la flore est nettement cosmopolite (82 % d'espèces cosmopolites), la flore thermophile étant représentée par 15 % d'espèces tempérées-tropicales et 3 % d'espèces inter-tropicales. On voit que l'affinité biogéographique des Diatomées de Cananéia est très voisine de celle de la région du Cabo Frio (voir plus haut).

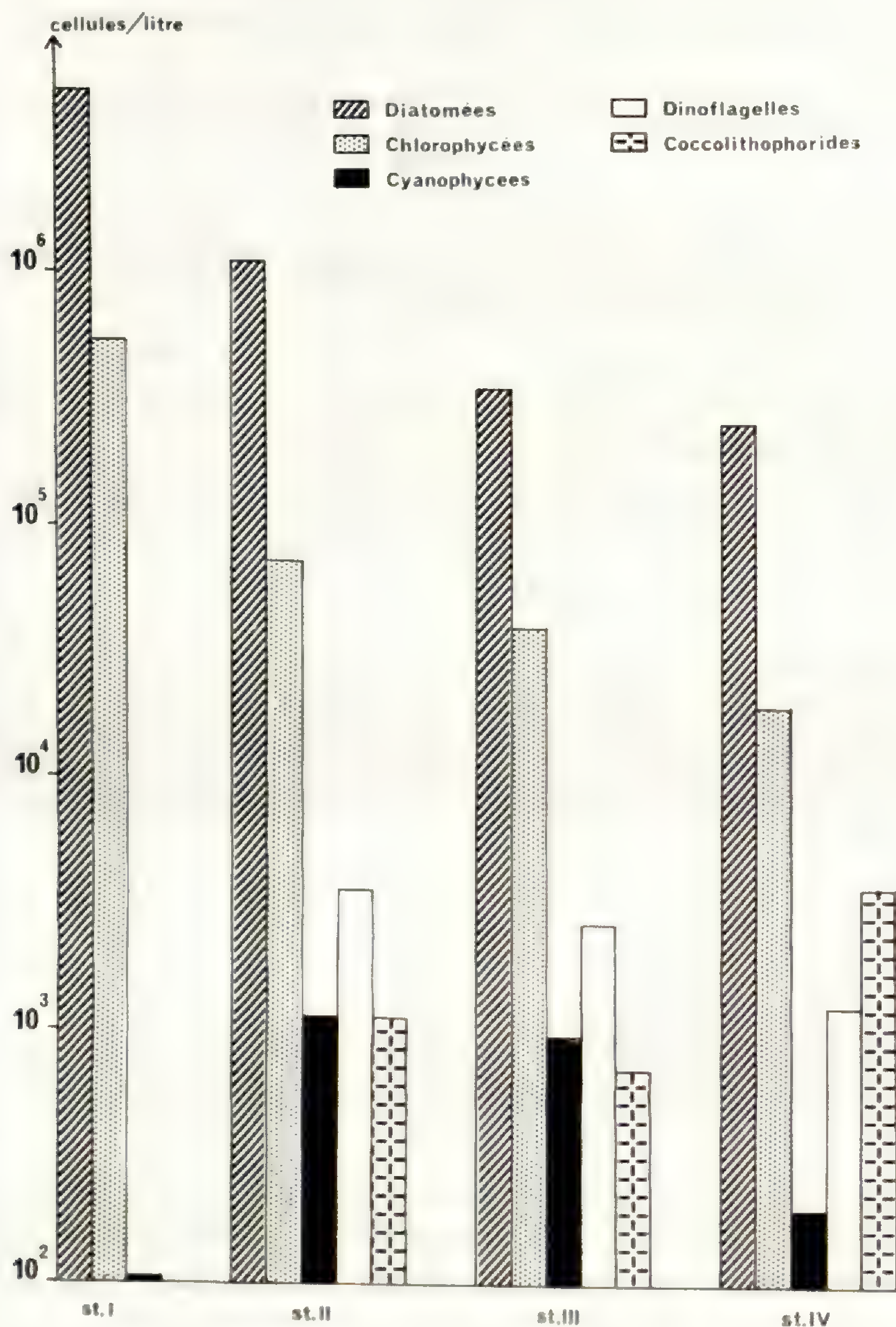


Fig. 12. — Abondance des principaux groupes du phytoplancton en quatre stations dans la région de Cananéia (d'après Teixeira et coll., 1965). Pour la position des stations, voir la figure 11.

Comparons cette population de Diatomées à celle donnée par Reyssac (1973) pour le Sud-Ouest-Africain et plus précisément pour le secteur de Walvis-Bay dont la latitude (23° S) est proche de celle de Cananéia (25° S). Certes, l'hydrologie au large du Sud-Ouest-

Africain est très différente de celle de la côte pauliste. Les températures y sont beaucoup plus basses (12 à 16°C) en raison d'abord de la présence du courant froid du Benguela, ensuite parce qu'il se manifeste ici des upwellings saisonniers très intenses. Nous avons déjà vu que, dans la région de Walvis Bay, le phytoplancton était surtout composé d'espèces cosmopolites (77 %), proportion proche de celle qu'on trouve à Cananéia. Mais si on compare la composition floristique de ces deux secteurs, on constate, encore ici, très peu d'analogies. La proportion d'espèces communes n'est que de 13 %.

Un intéressant travail comparatif entre la zone de Cananéia et le secteur océanique adjacent a été effectué par Teixeira et coll. (1965). Trois stations sont situées dans les eaux lagunaires, une station dans les eaux marines (fig. 11). La répartition qualitative et quantitative du phytoplancton est très hétérogène (fig. 12). La densité moyenne des peuplements dépasse un million de cellules/l en zone lagunaire (comptages au microscope inversé) alors qu'à la station océanique, cette densité moyenne est de l'ordre de 250 000 cellules/l, soit très proche de celle trouvée par Garcia Occhipinti et coll. (1961) qui indiquent des concentrations inférieures à 300 000 cellules/l pour les mêmes parages. Le maximum de développement est en janvier, le minimum en juillet.

Parmi les Diatomées, qui sont les principaux constituants (fig. 12), Teixeira et coll. (1965) notent la grande importance des *Skeletonema* dont le pourcentage varie, suivant les saisons, entre 18,2 et 63,6 % de la totalité du phytoplancton.

Cette importance des Diatomées, et surtout de l'espèce *Skeletonema costatum* (jusqu'à 517 000 cellules/l), est encore soulignée par Teixeira (1969). De fortes dominances spécifiques s'observent en été au moment où les populations sont les plus denses. L'hiver, en revanche, la diminution quantitative s'accompagne d'une forte diversité spécifique. Pendant la période des observations faites par Teixeira (1969), soit deux séries d'expériences pendant l'été, deux pendant l'hiver, l'amplitude des variations quantitatives des Diatomées était de 120 000 à 850 000 cellules/l. Les phytoflagellés nus, qui constituent également une proportion importante de la biomasse phytoplanctonique, atteignaient 896 000 cellules/l en été, le minimum se situant en hiver (2 000 à 68 000 cellules/l). Toujours sur le plan quantitatif, les Dinoflagellés étaient très peu importants en été comme en hiver (Teixeira, *ibid.*).

La concentration de la chlorophylle a variait de 2,17 à 9,89 mg m^{-3}. Elle était minimale à la station la plus proche de l'océan, constatation que Sevrin-Reyssac et coll. (1979) font aussi pour la baie de Guanabara.

Les valeurs de production primaire sont assez élevées surtout dans les zones les plus éloignées des eaux océaniques (Teixeira, 1969). Ainsi, de la partie la plus interne étudiée à la sortie même de ce complexe lagunaire, Teixeira (*ibid.*) trouve les valeurs suivantes à trois stations :

de 117,37 à 229,64 mg C m^{-3} h^{-1}
de 96,33 à 173,90 mg C m^{-3} h^{-1}
de 54,44 à 105,48 mg C m^{-3} h^{-1}

Les maxima se situent en été (mesures effectuées en février et juillet par Teixeira).

Une comparaison avec la région de Ubatuba (voir plus haut), montre que les eaux de Cananéia sont beaucoup plus riches.

Dans la zone océanique proche de Cananéia, Garcia Occhipinti et coll. (1961) font,

outre les comptages de cellules déjà mentionnés, des mesures de la chlorophylle a et de la production primaire (méthode de l'oxygène) en un point situé à 4 milles au sud-est de Cananéia (25°07′ S, 47°51′ W). Bien que très isolées dans le temps, les mesures effectuées donnent cependant une idée de la richesse des eaux : chlorophylle a comprise entre 1,3 et 8,2 mg m^{-3} dans un intervalle de 24 h ; production primaire comprise entre 0,271 et 0,399 g C m^{-3} j^{-1} en surface et entre 0,369 et 0,410 g C m^{-3} j^{-1} à une profondeur de 2 m.

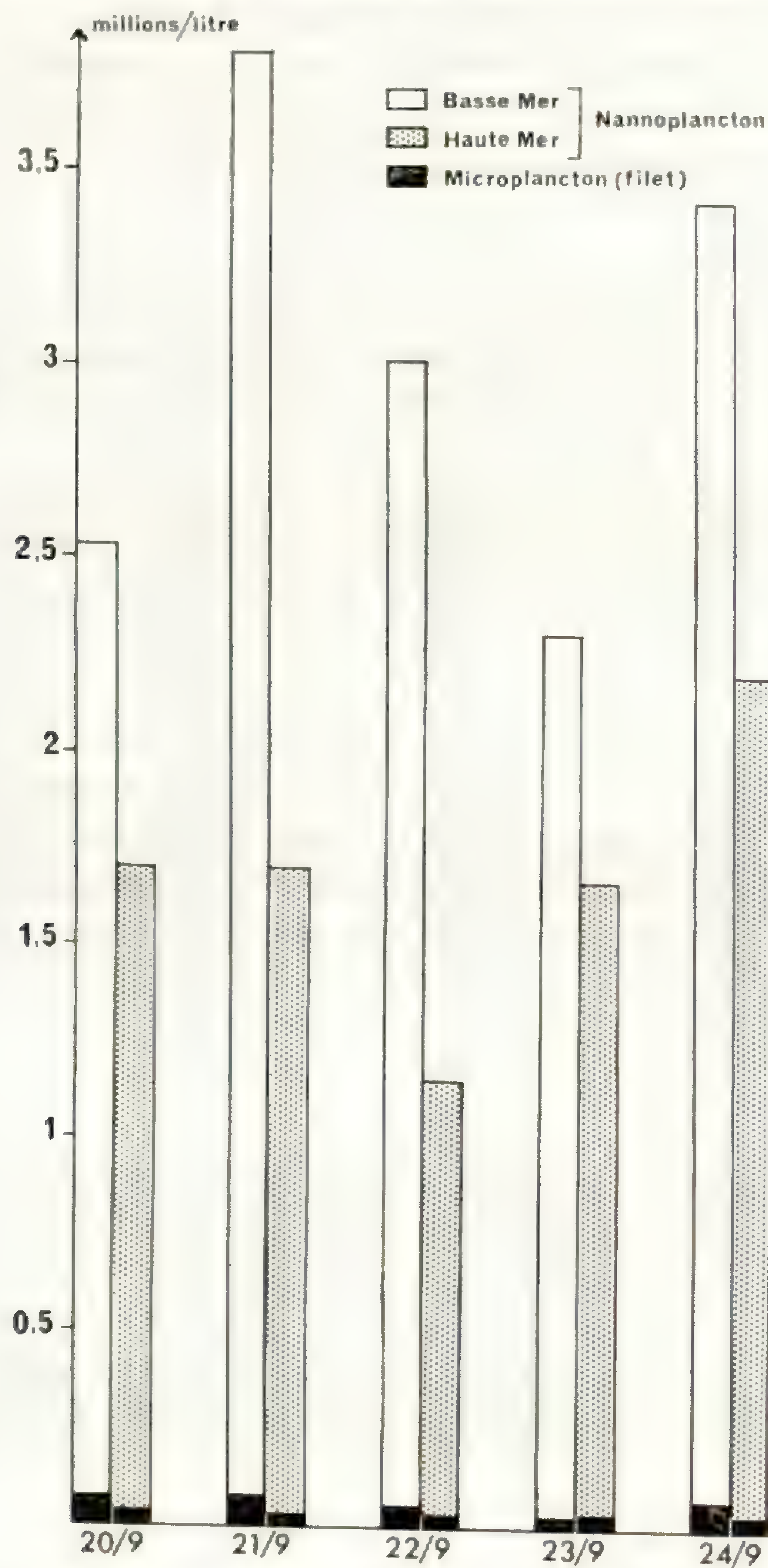


Fig. 13. – Comparaison des effectifs récoltés en surface après filtration au filet (mailles de 65 nm) et filtration avec un filtre Millipore dans les eaux de Cananéia (d'après les données de Teixeira et Kutner, 1962).

Le rôle très important du nannoplancton dans les eaux de Cananéia est mis en évidence par Teixeira et coll. (1967). Les auteurs montrent que celui-ci est responsable de

l'assimilation du 14C dans une proportion allant jusqu'à 95,8 % et que cette fixation reste élevée toute l'année. Pour Tundisi et Teixeira (1968), la fraction de phytoplancton dont la taille est supérieure à 50 nm est celle qui fixe le moins de 14C. Elle est d'ailleurs très faible dans les régions estuarines où les cellules de petite taille sont toujours dominantes. C'est ce que montrent Teixeira et Kutner (1962) à Cananéia où ils comparent le phytoplancton récolté après filtration à travers un filet de 65 nm de vide de maille et le nannoplancton retenu sur un filtre Millipore. L'expérience est faite au cours de cinq jours consécutifs à marée haute et à marée basse (fig. 13). A la station étudiée, la salinité en surface était de 15 à 18 ‰ à marée basse, de 20 à 25 ‰ à marée haute. Elle était toujours plus élevée en sub-surface et au fond comme c'est le cas général en zone d'estuaire.

Teixeira et Kutner (*ibid.*) estiment ainsi qu'en moyenne le nannoplancton est 97 % plus abondant que le plancton filtré avec un filet fin. D'autre part, le phytoplancton dans son ensemble est toujours plus abondant à marée basse qu'à marée haute (fig. 13).

5. **Baie de Paranaguá** (25° 16′ S)

Pour la partie la plus méridionale de la province pauliste, nous n'avons trouvé que des travaux qualitatifs réalisés à partir de récoltes au filet. Il semble cependant que l'aspect quantitatif du phytoplancton de la baie de Paranaguá ait été abordé par Aidar (1970*b*) mais, à notre connaissance, les résultats n'ont pas été publiés. Nous nous en tiendrons donc au travail de Moreira Filho et coll. (1975).

Dans cette région de type estuarien comme Cananéia, ces auteurs dressent un inventaire des Diatomées comprenant 154 espèces dont 140 sont marines et 14 d'eaux douces. Les prélèvements s'échelonnant pendant près d'une année, il est donc possible de relever quelques caractéristiques du phytoplancton. Les espèces les plus fréquentes ont été : *Chaetoceros affine*, *Thalassionema nitzschioides*, *Cyclotella stylorum*, *Melosira moniliformis*, *Nitzschia sigma*, *Rhizosolenia acuminata*, *Asterionella japonica*, *Coscinodiscus asteromphalus*, *Leptocylindrus danicus*, *Skeletonema costatum*. Dans la liste des 154 espèces donnée par Moreira Filho et coll. (1975), 75 sont aussi signalées à Cananéia par Teixeira et Kutner (1961).

Comme à Cananéia, les eaux de la baie de Paranaguá sont propices au développement de *Skeletonema costatum* qui est une des espèces dominantes tout au long de l'année avec *Thalassionema nitzschioides* et *Chaetoceros affine*.

6. **Baie de Guaratuba** (25°50′ S)

Cette baie, située sur le littoral de l'état du Parana, possède également des caractéristiques d'estuaire. Elle est totalement sous l'influence des marées mais elle reçoit une trentaine de petites rivières qui diluent ses eaux. Dans les collectes étudiées par Moreira Filho (1961), la salinité a varié de 19,1 à 22,6 ‰, mais ce même auteur signale que des variations d'amplitude plus forte ont été observées : de 5 à 33 ‰.

Les températures superficielles seraient de l'ordre de 22°C en hiver, de 25 à 26°C pendant l'été.

Dans 28 prélèvements (effectués à des saisons différentes) Moreira Filho (1961) détermine 102 espèces de Diatomées, les plus fréquentes étant : *Actinocyclus ehrenbergii*, *Actinoptychus campanulifer*, *A. undulatus*, *Asterionella japonica*, *Bacteriastrum hyalinum*,

Biddulphia mobiliensis, *Chaetoceros curvisetum*, *C. peruvianum*, *Coscinodiscus asteromphalus*, *C. excentricus*, *C. granii*, *C. oculus-iridis*, *C. radiatus*, *Cyclotella stylorum*, *Ditylum brightwellii*, *Melosira sulcata*, *Rhizosolenia alata*, *Stephanopyxis palmeriana*, *Surirella gemma*, *Thalassionema nitzschioides*, *Triceratium favus* et *Pleurosigma affine*.

Quant à *Skeletonema costatum*, dont nous avons déjà vu la grande abondance en d'autres points de la province pauliste, elle est, ici aussi, très bien représentée puisque Moreira Filho (*ibid.*) la cite parmi les espèces marines prépondérantes.

Par suite de leur forte dessalure, les eaux de la baie de Guaratuba favorisent le développement de Diatomées saumâtres parmi lesquelles : *Coscinodiscus kurzii*, *Synedra tabulata*, *Achnanthes brevipes*, *A. brevipes* var. *intermedia*, *Diploneis didyma*, *Gyrosigma balticum*, *Caloneis bivittata*, *Rhopalodia musculus*, *Nitzschia granulata* et *N. triblyonella*. De nombreuses espèces d'eaux douces sont aussi présentes : *Eunotia monodon*, *Cocconeis placentula* var. *lineata* et *Anomeoneis serians* sont les principales.

Bien que rare, la présence de *Asteromphalus hookerii* est importante du point de vue biogéographique. Présente aussi à Cananéia et dans la baie de Paranaguá, cette espèce largement répandue dans les eaux antarctiques indique une influence froide sur cette partie de la côte brésilienne, influence due au courant des Falklands.

Toutefois, la présence d'espèces thermophiles comme *Biddulphia sinensis*, *Stephanopyxis palmeriana* ou *Hemiaulus sinensis* peut, en revanche, passer pour indicatrice du courant venant de l'Équateur (courant du Brésil) qui est de sens opposé, par conséquent, au courant des Falklands.

Parmi les 102 espèces de Diatomées reconnues par Moreira Filho (*ibid.*), 62 sont aussi présentes à Cananéia (Teixeira et Kutner, 1961).

7. **Baie de Pôrto Belo** (27° S)

Le travail effectué dans la baie de Pôrto Belo par Moreira Filho (1967) porte aussi sur un inventaire des Diatomées. Seules quatre pêches au filet ont été examinées, les autres prélèvements portant sur des espèces fixées sur les algues ou le substrat. La liste donnée comprend donc une proportion d'espèces benthiques.

Les récoltes ont été faites en été (janvier), période pendant laquelle la température des eaux était de 25°C, la salinité proche de 30 ‰.

La liste des 104 espèces de Diatomées reconnues par Moreira Filho (*ibid.*) permet de juger du caractère essentiellement tempéré de cette flore : 83 % des espèces sont cosmopolites, 12 % sont tempérées-tropicales et 5 % sont inter-tropicales. L'auteur ne signale pas ici *Asteromphalus hookerii*, espèce caractéristique des eaux antarctiques. On note, en revanche, la présence d'espèces liées en général aux eaux tropicales (*Amphora biggibba*, *Cerataulus turgidus*, *Biddulphia sinensis*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Hemiaulus sinensis*). Le fait de rencontrer ces espèces thermophiles peut résulter de l'influence du courant chaud dont nous avons parlé précédemment, mais il faut aussi souligner que ces prélèvements ont été effectués en été, donc à la période de l'année la plus favorable au développement de ces espèces.

Pour en terminer avec la province pauliste, ajoutons que, dans une optique biogéographique, Müller Melchers (1955) tire les conclusions suivantes après avoir examiné trois

séries d'échantillons de phytoplancton provenant de plusieurs points de la côte brésilienne mais tout particulièrement de la province pauliste. Les populations provenant de la côte du Rio Grande du Sud, région appartenant à la province argentine (fig. 1), ont une forte ressemblance spécifique avec ceux récoltés au large de l'Uruguay. La présence de *Chaetoceros furcellatus* considérée par Müller Melchers (*ibid.*) comme caractéristique des eaux froides peut s'expliquer par l'influence du courant des Falklands qui aurait entraîné cette Diatomée le long des côtes brésiliennes.

Du Rio Grande du Sud à Rio de Janeiro, Müller Melchers (*ibid.*) note le caractère transitionnel de la province pauliste. Au sud, elle est froide à tempérée froide mais, lorsqu'on se rapproche de Rio de Janeiro, elle devient subtropicale. Dans les pêches effectuées au large de la côte sud-brésilienne, Müller Melchers remarque que la composition systématique du phytoplancton est très proche de celle qu'on observe sur les côtes de l'Uruguay et de l'Argentine. Cet auteur identifie 182 espèces de Diatomées sur la côte sud-brésilienne parmi lesquelles 126 sont aussi en Uruguay et 114 en Argentine.

Discussion et conclusions

Dans ce travail, nous ne prétendons pas avoir fait état de toutes les études concernant le phytoplancton de la côte brésilienne. Nous avons pleinement conscience de l'existence de nombreux travaux individuels (thèses notamment) ou collectifs qui, faute souvent de moyens, n'ont pas été publiés. Il ne nous a pas été possible, par conséquent, de les consulter.

Quoi qu'il en soit, il n'en reste pas moins évident que la connaissance du phytoplancton est encore, pour une large part, limitée à quelques zones de la côte brésilienne. Nous ne savons rien, en particulier, sur la portion du littoral comprise entre Recife et l'embouchure de l'Amazone. D'une façon générale, les estimations quantitatives du phytoplancton sont relativement peu abondantes. De plus, suivant les auteurs, elles sont faites avec des méthodes différentes. Les comptages de cellules se rapportent soit à l'ensemble du phytoplancton sédimenté (méthode d'Utermöhl), soit au microplancton seul, celui-ci étant compté à partir d'un échantillon d'eau ou bien après une pêche au filet « quantitatif ». La production primaire est mesurée soit par la méthode de l'oxygène, soit par celle du 14C. Les incubations *in situ* ou *in situ* simulé sont utilisées. Il est donc difficile de comparer des résultats obtenus avec des méthodes différentes.

D'autre part, la grande majorité des travaux sur la côte brésilienne porte sur des milieux marins transformés soit par d'importants apports d'eau douce (régions de l'embouchure de l'Amazone et du rio São Francisco, baies de Ubatuba, Cananéia, Paranaguá), soit par une forte pollution (baies de Guanabara ou de Santos et secteurs environnants). Les travaux ayant trait à la zone océanique proprement dite sont encore peu nombreux et donnent des résultats très fragmentaires. Comparer le phytoplancton de la côte brésilienne à celui de l'Ouest-Africain, aujourd'hui beaucoup mieux connu, peut paraître une entreprise un peu prématurée. Aussi, dans l'état actuel de nos connaissances sur le phytoplancton des eaux brésiliennes, ce travail doit être considéré non comme une peinture définitive des communautés phytoplanctoniques mais comme une base utile pour des recherches futures. Il nous semblait par ailleurs indispensable, vu l'absence de travaux

généraux, de faire une mise au point de ce qui avait été réalisé sur le phytoplancton brésilien.

Ces réserves étant faites, il nous a été toutefois possible, à partir des données bibliographiques disponibles, de donner une idée des principales caractéristiques du phytoplancton dans chacune des provinces biogéographiques de l'Atlantique brésilien telles qu'elles ont été définies au début de ce travail.

Par suite de la présence du courant chaud (courant du Brésil) qui longe la côte à partir du cap São Roque (entre 5 et 6° S), le climat marin dans la province appelée ici « brésilienne » est peu différent, du point de vue thermique, de celui de la province « guyanaise ». L'affinité biogéographique du phytoplancton est franchement thermophile jusqu'au niveau de la zone influencée par l'affleurement du Cabo Frio (23° S). Par suite du nombre de données très insuffisant sur cette zone, bornons-nous à dire ici que, pour le phytoplancton, il s'agit là d'une vaste province tropico-équatoriale, sans fixer de frontière entre province « guyanaise » et province « brésilienne ».

Le Cabo Frio joue un rôle de barrière biogéographique entre ce domaine tropico-équatorial et une province « pauliste » tempérée chaude dans sa partie nord, tempérée dans sa partie la plus méridionale. C'est, en effet, seulement à partir du Cabo Frio qu'on voit la proportion des espèces thermophiles diminuer. Les Dinoflagellés deviennent beaucoup moins fréquents et diversifiés, la proportion des Diatomées cosmopolites augmente fortement. En effet, au Cabo Frio, elle atteint 77 à 82 % alors que dans la province tropico-équatoriale les pourcentages calculés à partir des données de plusieurs auteurs varient entre 53 et 65 %. L'ensemble des Diatomées thermophiles représente 20 % environ au Cabo Frio au lieu de 35 à 45 % plus au nord. La portion de la côte comprise entre le Cabo Frio et l'état de Rio Grande du Sud (c'est-à-dire la province pauliste) est, sur le plan biogéographique, une zone intermédiaire dans laquelle les espèces thermophiles diminuent progressivement du nord au sud au profit des espèces cosmopolites. Ces dernières représentent 64 à 76 % dans les parages de Rio de Janeiro (22°50′ S), 82 % à Cananéia (25° S), 83 % à Pôrto Belo (27° S). On peut considérer que cette province pauliste reçoit à la fois des influences tropicales grâce au courant du Brésil qui vient de la zone équatoriale et entraîne un certain nombre d'espèces caractéristiques des eaux chaudes (*Biddulphia sinensis*, *B. mobiliensis*, *Asterolampra marylandica*, *Bacteriastrum hyalinum*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Coscinodiscus gigas*, *C. jonesianus*, *Stephanopyxis palmeriana*). En revanche, la présence de *Asteromphalus hookerii*, qui est largement répandue dans les eaux antarctiques et subantarctiques, traduit une influence du courant froid des Falklands. Cette espèce est signalée jusqu'au Cabo Frio qui semble marquer la limite nord de sa répartition.

Avec la province « argentine » à laquelle appartient seulement une aire très réduite du littoral brésilien (côte du Rio Grande du Sud), nous arrivons dans des eaux tempérées froides à froides. Müller Melchers (1955) met en évidence la grande ressemblance spécifique entre le plancton du sud-brésilien, celui de l'Uruguay et de l'Argentine. La présence de *Chaetoceros furcellatus*, considérée par Müller Melchers comme caractéristique des eaux froides, au large du Rio Grande du Sud atteste de l'influence du courant froid des Falklands.

Tout au long de ce travail, nous avons vu la forte différence existant entre la flore planctonique brésilienne et celle de l'Ouest-Africain. En comparant des zones dont l'hydroclimat présente des ressemblances sur les deux bords de l'Atlantique, nous avons constaté,

en effet, que si l'affinité biogéographique du phytoplancton est très voisine (proportion à peu près équivalente en espèces thermophiles), la composition systématique est assez différente. La proportion des espèces communes au littoral africain et au littoral brésilien est généralement restée inférieure à 30 %. Pour les Dinoflagellés, on constate une moins grande diversification sur la côte brésilienne. C'est dire que l'endémicité, déjà constatée pour d'autres organismes, et en particulier pour la faune littorale, se retrouve aussi pour le phytoplancton.

Ce n'est d'ailleurs pas seulement sur le plan spécifique que les différences se font sentir entre les populations phytoplanctoniques brésiliennes et celles de l'Ouest-Africain. Il est bien connu que l'hydrologie de la côte occidentale d'Afrique avec ses upwellings saisonniers, ou presque permanents, comme au niveau du cap Blanc, est beaucoup plus propice au développement des cellules que la côte brésilienne. Le seul affleurement qui se manifeste sur cette dernière se trouve au niveau du Cabo Frio. Toutefois, ce phénomène ne se fait pas toujours sentir jusqu'à la surface. Les eaux profondes riches en éléments nutritifs arrêtent souvent leur mouvement ascendant à une cinquantaine de mètres de profondeur, donc en dessous de la couche euphotique. Même pendant la période où les eaux profondes arrivent jusqu'à la surface, l'effet fertilisant de l'upwelling du Cabo Frio est bien moindre que celui du cap Blanc en Mauritanie : maxima de chlorophylle a inférieurs à 2 mg m^{-3} dans le premier cas, maxima compris entre 8 et 25 mg m^{-3} dans le second.

Les seules valeurs très élevées, concernant l'abondance du phytoplancton, que nous ayions relevées sur la côte brésilienne se situent dans des zones très côtières, soumises à une forte pollution (baie de Guanabara, baie de Santos).

Sur le plan biogéographique, un des caractères les plus frappants qui différencie la côte ouest-africaine de la côte brésilienne est l'étendue sur cette dernière de la province chaude. En effet, dans l'Atlantique sud-américain, toute la zone comprise entre les Antilles et la région au nord du Cabo Frio, soit approximativement entre 20° N et 20° S, est une province chaude. En revanche, en Afrique occidentale, elle est limitée à la portion de la côte comprise entre le cap Verga en Guinée (10° N) et le cap Lopez au Gabon qui se trouve au niveau de l'Équateur. Cette province africaine chaude appelée province « guinéenne » est d'ailleurs le siège d'upwellings côtiers saisonniers qui rendent certains secteurs (Côte d'Ivoire, Togo, Dahomey) alternativement chauds et froids.

Malgré le développement que connaît maintenant l'océanographie brésilienne, bien des travaux restent encore à effectuer pour mieux faire connaître les phénomènes hydrologiques et biologiques qui se manifestent tout au long de cette côte de 6 000 km.

Bien qu'il y ait, comme nous l'avons vu, transport des eaux de la côte occidentale d'Afrique vers l'Amérique du Sud par le courant sud-équatorial, une profonde dissymétrie dans le climat marin comme dans les peuplements phytoplanctoniques oppose les deux bords de l'Atlantique. Reprenant un vœu exprimé en 1950 par Th. Monod, nous dirons la nécessité d'une collaboration entre les chercheurs « atlantiques » : ceux du Brésil et ceux d'Afrique occidentale. Il faut qu'ils « échangent des informations, des idées, ou des matériaux d'étude, se communiquent leurs travaux. Le jour peut venir où des formes plus directes de collaboration s'avèreront possibles, par exemple l'organisation en commun de croisières océanographiques ou des échanges de personnel scientifique ».

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AIDAR, E., 1970*a*. — Produção primaria em função de diferentes métodos de incubação em uma região estuarina. Dissert. Mestrado, Inst. Oceanogr. São Paulo : 1-27 (non publié).

— 1970*b*. — O fitoplancton da Baía de Paranaguá. Relatorio apresentado a SUDEPE, Curitiba : 1-14 (non publié).

ALMEIDA PRADO, M. S. DE, 1962. — Sôbre o plancton da enseada do mar virado e os métodos de coletas. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **12** (3) : 49-68.

ALVES COELHO, A., et M. ARAUJO RAMOS, 1972. — A constituição e a distribuição da fauna de decapodos do litoral leste da America do Sul entre as latitudes de 5º N e 39º S. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **13** : 133-236.

ANDRADE, M. H. DE A., et C. TEIXEIRA, 1957. — Contribuição para o conhecimento das Diatomáceas do Brasil. Generos *Amphora*, *Diploneis*, *Gyrosigma*, *Mastogloia*, *Navicula*, *Oestrupia* e *Pleurosigma*. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **8** (1-2) : 171-216.

Anonyme, 1946. — U. S. Navy Hydrographic Office, Current Atlas of the North Atlantic Ocean, H. O. Misc. 10688.

BAILEY, L. W., 1862. — Notes on new species of microscopical organisms, chiefly from the Para River, South America. *J. nat. Hist.*, **7** : 329-352.

BALECH, E., et L. O. SOARES, 1966. — Dos dinoflagelados de la Bahia de Guanabara y proximidades (Brasil). — Buenos Aires, Imprenta y Casa Ed. « Coni ». Separata de *Neotropica*, **12** (39) : 103-109.

BESSONOV, N. M., 1964. — Some features of changes of hydrochemical characteristics in the Dakar and Takoradi fisheries area. *Okeanologia*, **4** (5) : 813-824.

CAPERON, J., S. A. CATELL et J. KRANI, 1971. — Phytoplankton kinetics in a subtropical estuary : eutrophication. *Limnol. Oceanogr.*, **16** (4) : 599-607.

CARVALHO, J. P., 1950. — O plâncton do Rio Maria Rodrigues (Cananéia). I : Diatomáceas e Dinoflagelados. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **1** (1) : 27-44.

CAVALCANTI, L. B., P. A. COELHO, M. KEMPF, J. M. MABESOONE et O. C. DA SILVA, 1967. — Shelf off Alagoas and Sergipe (Northeastern Brazil) 1. Introduction. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **7-8** : 137-150.

CAVALCANTI, L. B., et M. KEMPF, 1970. — Estudo da plataforma continental da área de Recife. II. Meteorologia e hidrologia. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Récife*, **9-11** : 149-158.

CUNHA, A. M., et O. DA FONSECA, 1918. — O microplancton das costas meridionais do Brasil. *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, **10** (2) : 99-103.

DANDONNEAU, Y., 1971. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. I. Groupes d'espèces associées. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **9** (2) : 247-265.

— 1972. — Aspects principaux du phytoplancton sur le plateau continental ivoirien. *Doc. Sci., Centre ORSTOM*, Abidjan, **3** (2) : 32-59.

— 1973. — Étude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d'Ivoire. III. Facteurs dynamiques et variations spatio-temporelles. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **9** (4) : 431-454.

DEFANT, A., 1961. — Physical oceanography. Vol. 1. Pergamon Press. New York, 729 p.

DRUEHL, L. D., et Y. YONESHIGUE-BRAGA, 1976. — Growth and sucession of tropical phytoplankton cultured in deep water. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **93** : 1-13.

DUFOUR, P., et J. MERLE, 1972. — Station côtière en Atlantique tropical. Hydroclimat et production primaire. *Doc. Sci., Centre ORSTOM*, Pointe-Noire, nouv. sér., **025** : 1-48.

DUSTAN, W. M., et D. W. MENZEL, 1971. — Continuous cultures of natural populations of phytoplankton in dilute treated servage effluent. *Limnol. Oceanogr.*, **16** (4) : 623-632.

Dustan, W. M., et K. R. Tenore, 1972. — Intensive outdoor culture of marine phytoplankton enriched with treated servage effluent. *Aquaculture*, **1** : 181-192.

Eskinazi-Leça, E., 1965. — Estudo da barra das Jangadas. Parte VI. Distribuição des Diatomáceas. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **7-8** : 17-32.

— 1967*a*. — Estudo da plataforma continental na área do Recife (Brasil). IIIa. Diatomáceas do Fitoplancton. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **9-11** : 159-172.

— 1967*b*. — Shelf off Alagôas and Sergipe (Northeastern Brazil) : 3. Diatoms from the São Francisco river mouth. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **9-11** : 181-192.

Eskinazi-Leça, E., et J. Z. de O. Passavante, 1972. — Estudo da plataforma continental na áreas do Recife (Brasil). IV. Aspectos quantitativos do fitoplancton. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **13** : 83-106.

Eskinazi-Leça, E., et S. Sato, 1966. — Contribuição ao estudo das diatomáceas da praia da Piedade. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **5-6** : 73-114.

Eskinazi-Leça, E., et A. Vasconcelos Filho, 1972. — Diatomáceas no contendo estomacal de *Mugil* spp. (pisces Mugilidae). *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **13** : 107-118.

Faria, J. G., et A. M. Cunha, 1917. — Estudos sôbre o microplancton da baía de Rio de Janeiro e suas imediações. *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, **9** (1) : 68-93.

Galvão, S., 1978. — Producão primária da baía de Santos, estado de São Paulo : aspectos sôbre a eficiencîa fotossintetica num ambiente marinho poluido. These mestrado. Inst. Oceanogr. São Paulo : 1-53.

Garcia Occhipinti, A., A. Magliocca et C. Teixeira, 1961. — Diurnal variation of phytoplankton production and solar radiation in coastal waters off Cananéia. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **11** (3) : 17-39.

Gonzalez-Rodriguez, E., et Y. Yoneshigue-Braga, 1977. — Estudos em laboratório do comportamento e crescimento do fitoplancton introduzido e autoctone usando a água profunda como meio básico. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **104** : 1-7.

Hentschel, E., 1932. — Die biologischen Methoden und das biologische Beobachtungs-material. *Wiss. Ergebn. Dtsch. Atlant. Exped. « Meteor »*, **10** : 1-274.

Hulburt, E. M., et N. Corwin, 1969. — Influence of the Amazon River outflow on the Ecology of the Western Tropical Atlantic. III. The planktonic Flora between the Amazon River and the Windward Islands. Sears. Found. *J. mar. Res.*, **27** (1) : 55-72.

Ikeda, Y., 1976. — Variações em escala média da temperatura e da salinidade do mar na ragião entre a baía de Guanabara e Cabo Frio (17/08 a 26/08 1971). *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **25** (2) : 221-280.

Ikeda, Y., L. B. de Miranda et N. J. Rock, 1974. — Observations on stages of upwelling in the region of Cabo Frio (Brazil) as conduced by continuous surface temperature and salinity measurements. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **23** : 33-46.

Kempf, M., 1971. — A plataforma continental da costa leste brasileira, entre o Rio São Francisco e a ilha de São Sebastião (10°30-25° Lat. S) : Notas sôbre os principais tipos de fundo *An. hidrogr., Min. Marinha*, Rio de Janeiro : 45 p.

Kempf, M., J. P. Lissalde, A. Müller-Feuga, J. Valentin et F. Vallet, 1974. — Conséquences biologiques de la résurgence de Cabo Frio, Brésil. 2e Coll. Int. Exploit. Océans, Bordeaux, oct. 1974, **2**, Bx 107 : 15 p.

Kempf, M., J. P. Lissalde et J. Valentin, 1974. — O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). I. Modalidades e técnicas de trabalho no mar. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **81** : 1-13.

KUTNER, M. B., 1961. — Algumas diatomáceas encontradas sôbre algas superiores. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **11** (3) : 3-11.

— 1972. — Variação estacional e distribuição do fitoplancton na região de Cananéia. These doct. Univ. São Paulo, Inst. Biociências : 1-104 (non publié).

MACEDO, F. E., D. R. TENENBAUM et J. VALENTIN, 1975. — O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). VI. Composição floristica e suas variações de comportamento nas aguas de uma estação fixa oceânica. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **87** : 1-9.

MACEDO, F. E., et J. VALENTIN, 1974. — O plancton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). III. Primeiras observações sôbre o microfitoplancton. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **84** : 1-10.

MACEDO-SAIDAH, F. E., et H. MOREIRA FILHO,, 1977. — Composição e distribuição do microfitoplancton nas águas do Atlântico leste do Brasil. (Da Região do Cabo São Tomé, R. J. a Maceió, AL) *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **107** : 1-7.

MARGALEF, R., 1956. — Información y diversidad especifica en las communidades de organismos. *Investigación pesq.*, **3** : 99-106.

— 1961. — Distribución ecologica y geografica de los especies del fitoplancton marino. *Investigación pesq.*, **19** : 81-101.

— 1971. — Una campaña oceanografica del « Cornide de Saavedra » en la région de afloramiento del noroeste africano. *Investigación pesq.*, **35** (supl.) : 1-29.

MASCARENHAS, A. S., L. B. MIRANDA, et N. J. ROCK. — 1971. A study of the oceanographic conditions in the region of Cabo Frio. In « Fertility of the sea », Gordon and Breach Sci. Publish., New York, Lond., Paris : 285-308.

MENDONÇA, C. DA F., 1974. — Caracteristicas mais frequentes das massas d'agua na região de Cabo Frio e comprovação da origem profunda da água litoral. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **080**.

— 1977. — Pesquisa da origem das águas de baixa salinidade associadas à ressurgência em Cabo Frio. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **102** : 1-5.

MONOD, Th., 1950. — Sur les deux bords de l'Atlantique sud. *Bolm Inst. paul. Oceanogr.*, **1** (2) : 29-38.

MOREIRA, G. S., 1976. — Sôbre o migração vertical diária do plancton ao largo de Santos, Estado de São Paulo. Brasil. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **25** (1) : 55-76.

MOREIRA DA SILVA, P. de C., 1960. — Estudo das condições oceanográficas sôbre a plataforma continental, entre Cabo Frio e Vitória, durante o outono (abril-maio). *Anais hidrogr.*, Rio de Janeiro, **18** : 261-289.

— 1971. — Upwelling and its biological effects in Southern Brazil. In « Fertility of the Sea », Gordon and Breach Sci. publish., New York, Lond., Paris : 469-474.

— 1973. — A ressurgência em Cabo Frio. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **78** : 1-56.

— 1977*a*. — Upwelling and its biological effects in southern Brazil. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **112** : 1-6.

— 1977*b*. — Fertilization of the sea as a by-product of an industrial utilization of deep water. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **113** : 1-6.

— 1977*c*. — Profundidade ideal dos tarques de cultura de fitoplancton. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **116** : 1-13.

MOREIRA DA SILVA, P. de C., et C. DA F. MENDONÇA, 1977. — Origem da água da ressurgência de Cabo Frio. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **114** : 1-10.

MOREIRA FILHO, H., 1961. — Diatomáceas da Baía de Guaratuba (Paraná, Brasil). *Bolm Univ. Paraná*, Bot., **3** : 35 p.

— 1964. — Contribuição ao estudo das Diatomáceas da Região de Cabo Frio. *Bolm Univ. Paraná*, Bot., **14** : 1-11.

Moreira Filho, H., et M. B. Kutner, 1962. — Contribuição para o conhecimento das diatomáceas do manguesal de Alexandra, Paraná, Brasil. *Bolm Univ. Paraná*, Bot. **4** : 1-24.

Moreira Filho, H., F. E. Macedo Saidah et I. M. V. Moreira, 1977. — Estudo do microfitoplancton na região da ponta de Guaratiba a Cabo Frio (Estado de Rio de Janeiro, Brasil). *Acta Biol. Par.*, Curitiba, **6** (1, 2, 3, 4) : 21-33.

Moreira Filho, H., Y. Maruo, et I. M. Moreira, 1967. — Diatomáceas da Enseada de Pôrto Belo (Est. Santa Catarina, Brasil). *Bolm Univ. Paraná*, Bot., **19** : 1-13.

Moreira Filho, H., Y. Maruo, I. M. Moreira et E. Eskinazi-Leça, 1968. — Diatomáceas da lagoa Olho d'Agua. (Est. Pernambuco, Brasil). *Bolm Univ. Paraná*, Bot., **21** : 1-15.

Moreira Filho, H., et D. M. Momoli, 1962. — Sôbre a presença de Diatomáceas, em alguns sambaquis do litoral paranaense. *Bolm Univ. Paraná*, Bot., **5** : 1-9.

Moreira Filho, H., I. M. V. Moreira et I. Trippia Cecy, 1975. — Diatomáceas da baía de Paranagua (estado do Paraná, Brasil). Chrysophyta. Bacillariophyceae. *Bolm Mus. Bot. munic.*, Curitiba, Paraná, Brasil, **20** : 1-21.

Müller-Melchers, F. C., 1955. — Las Diatomeas del Plancton marino de las Costas del Brasil. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **6** (1-2) : 93-142.

— 1957. — Plankton Diatoms of the « Toko Maru » voyage (Brazil Coast). *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **8** (1-2) : 111-138.

Oliveira, L. P. H., 1946. — Estudos sôbre o microplancton capturado durante a viagem do navio hidrográfico Lahmeyer nos baías de Ilha Grande e Sepetiba. *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, **44** (3) : 441-488.

— 1950. — Levantamento biogeográfico da Baía de Guanabara. *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, **48** : 363-391.

Paranaguá, M. N., 1966. — Sôbre o plancton comprendido entre as latitudes 3° S et 13° S ao largo do Brasil, *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **5-6** (1693-1964) : 125-139.

— 1970. — Estudo da plataforma continental na area do Recife (Brasil). IIIb. Composição e variação do zooplancton. *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **9-11** : 173-180.

Passavante, J. Z. de O., 1979*a*. — Contribuição ao estudo dos dinoflagelados da plataforma continental de Pernambuco (Brasil), *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **14** : 31-54.

— 1979*b*. — Produção primária do fitoplancton do canal de Santa Cruz (Itamaracá, Pernambuco). Thèse Doc. Inst. océanogr. Univ. São Paulo : 1-188.

Reyssac, J., 1970. — Phytoplancton et production primaire au large de la Côte d'Ivoire. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire*, **32** (4) : 869-981.

— 1971. — Contribution à la connaissance du phytoplancton de la côte occidentale d'Afrique (biogéographie, variations saisonnières, production primaire, structure des communautés etc...). Thèse Doc. Fac. Sci. Paris, CNRS, N° AO 5560.

— 1973. — Diatomées et Dinoflagellés au large de Walvis Bay (Sud-Ouest Africain). *Bull. Inst. Fond. Afr. noire*, sér. A, **35** (2) : 273-286.

— 1975. — Contribution à la connaissance des populations phytoplanctoniques au large du Cap Blanc. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire*, sér. A, **37** (1) : 1-14.

— 1977. — Hydrologie, phytoplancton et production primaire de la baie du Lévrier et du banc d'Arguin. *Bull. Inst. Fond. Afr. noire*. sér. A, **39** (3) : 487-554.

— (*Sous presse*). — Principales caractéristiques du phytoplancton marin dans les différentes provinces biogéographiques de l'Atlantique africain. *Vie Milieu.*

Rodrigues de Britto, E., 1978. — Monitoragem do emissario submarino de esgotos de Ipanema. Notas de aulas. Curso de extensão, Univ. Santa Úrsula, juillet 1978 : 1-58 (non publié).

Ryther, J. H., D. W. Menzel, et N. Corwin, 1966. — Influence of the Amazon river outflow on the ecology of the western tropical Atlantic. I. Hydrography and nutrient chemistry. Sears Found. *J. mar. Res.*, **25** (1) : 69-83.

SATO, S., M. N. PARANAGUA, et E. ESKINAZI, 1966. — On the mechanism of red tide of *Trichodesmium* in Recife Northeastern Brazil with some considerations of the relations to the human disease « Tamandari fever ». *Trabhs Inst. Oceanogr. Univ. Recife*, **5-6** : 7-49.

SEGUIN, G., 1965. — Contribution à la connaissance des eaux du Brésil (Copépodes et Amphipodes exceptés) et comparaison avec celui du Sénégal (Campagne de la Calypso, janvier-février 1962). *Pelagos, Bull. Inst. Océanogr.*, Alger, **2** (3) : 5-44.

SEVRIN-REYSSAC, J., M. C. MACHADO, M. L. MOTTA-SCHUTZE, S. GASPAR BIBAS, I. COSTA DE LIMA, C. ARAUJO LIMA, et C. P. ESTEVES, 1979. — Biomasse et production du phytoplancton de la baie de Guanabara (État de Rio de Janeiro, Brésil) et du secteur océanique adjacent. Variations de mai à juillet 1978. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1** (4), sect. B : 329-354.

SIGNORINI, S. R., 1976. — Contribuição ao estudo da circulação e do transporte de volume da corrente do Brasil entre o Cabo de São Tomé e a baía de Guanabara. *Bolm Inst. oceanogr., S. Paulo*, **25** (2) : 157-220.

SOROKIN, Y. E., et L. B. KLYASHTORIN, 1961. — Primary production in the Atlantic. *Tr. Vses. hidrobiol. ob.*, **11** : 265-284.

SOURNIA, A., 1968. — Variations saisonnières et nycthémérales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale à Nosy-Bé (Madagascar). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **53** (1) : 1-76.

SOUZA, J. DE A., 1950. — Nota sôbre variação especifico em *Ceratium furca* Dujardin do plancton do litoral paulista. *Bolm Inst. paul. Oceanogr.*, **1** (2) : 93-97.

STEEMAN-NIELSEN, E., et E. A. JENSEN, 1957. — Primary organic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea Rep.*, **1** : 49-136.

TCHERNIA, P., 1978. — Océanographie régionale. Description physique des océans et des mers. École nat. sup. Techn. avanc., Paris : 1-257.

TEIXEIRA, C., 1958. — A new genus and a new species of diatom from brazilian marine waters. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **9** (1-2) : 31-36.

— 1961. — Diatomáceas dos sedimentos de doze estações oceanográficas na costa brasileira. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **11** (4) : 3-13.

— 1963. — Relative rates of photosynthesis and standing stock of the net phytoplankton and nannoplankton. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **13** (2) : 53-60.

— 1969. — Estudo sôbre algumas caractersiticas do fitoplancton de região de Cananéia, e o seu potencial fotossintético. Thèse doc. Univ. São Paulo : 1-82 (non publié).

— 1973*a*. — Preliminary studies of primary production in the Ubatuba region (Lat. 23°30 S-Long. 45°6 W) Brazil. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **22** : 49-58.

— 1973*b*. — Introdução aos metodos para medir a produção primaria do fitoplancton marinho. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **22** : 59-92.

TEIXEIRA, C., et M. B. KUTNER, 1961. — Contribuição para o conhecimentod as diatomáceas da região de Cananéia. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **11** (3) : 41-74.

TEIXEIRA, C., et M. B. KUTNER, 1962. — Plankton studies in a mangrove environment. I. First assessment of standing stock and principal ecological factors. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **12** (3) : 101-124.

TEIXEIRA, C., et J. TUNDISI, 1967. — Primary production and phytoplankton in equatorial waters. *Bull. mar. Sci.*, **17** (4) : 884-891.

TEIXEIRA, C., J. TUNDISI et M. B. KUTNER, 1965. — Plankton studies in a mangrove environment. II. The standing-stock and some ecological factors. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **14** (1) : 13-42.

TEIXEIRA, C., J. TUNDISI, et Y. J. SANTORO, 1967. — Plankton studies in a mangrove environment. IV. Size fractionation of the phytoplankton. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **16** (1) : 39-42.

Teixeira, C., J. Tundisi et J. Y. Santoro, 1969. — Plankton studies in a mangrove environment. VI. Primary production, zooplankton standing-stock and some environmental factors. *Int. Rev. Geo. Hydrobiol.*, **54** (2) : 289-301.

Tundisi, J. G., 1969. — Produção primária, « standing-stock » e fracionamento do fitoplancton na região lagunar de Cananéia. Thèse doc. Univ. São Paulo : 1-130 (non publié).

— 1971. — Size distribution of the phytoplankton and its ecological significance in tropical waters. In : Costlow, Fertility of the Sea : 603-612.

Tundisi, J. G., M. B. Kutner, et T. M. Tundisi, 1969. — Plankton studies in a mangrove environment. VIII. Primary production, standing stock of phyto and zooplankton and some environmental factors. Intern. Symp. Fert. Sea, São Paulo, Dec. 1-6, Abstr. 39.

Tundisi, J. G., et C. Teixeira, 1968. — Plankton studies in a mangrove environment. VII. Size fractionation of the phytoplankton : some studies on methods. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **17** : 39-94.

Valentin, J., D. L. André, W. M. Monteiro Ribas, et D. Rivera Tenenbaum, 1978. — Hidrologia e plancton da região costeira entre Cabo Frio e o estuário do rio Paraiba (Brasil). *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **127** : 1-24.

Valentin, J., R. Barth, M. E. Caris, F. E. Macedo Saidah, W. Monteiro Ribas, M. A. Mureb, E. Pessotti et D. R. Tenenbaum, 1977. — Evolução das caracteristicas biológicas nas águas da ressurgência de Cabo Frio (Brasil) durante um fundeio de 4 dias na estação fixa. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **103**.

Valentin, J., F. E. Macedo, W. M. Monteiro, et M. A. Mureb, 1975. — O plancton na ressurgência de Cabo Frio. V. Analise comparativa entre duas estações da Baía de Arraial do Cabo e uma estação fixa oceânica. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **86** : 1-11.

Vieira, A. A. H., 1975. — Estudos experimentais em fitoplancton marinho : culturas e aspectos ecofisiologicos. Dissert. Mestrado, Inst. Oceanogr. São Paulo : 1-115 (non publié).

— 1977. — Métodos de cultura de algas de plancton marinho : Estudos realizados nas regioẽs de Cananéia et de Ubatuba, S. P. *Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo*, **26** : 303-338.

Wood, E. J. F., 1962. — A method for phytoplankton study. *Limnol. Oceanogr.*, **7** : 32-35.

— 1966. — A phytoplankton study of the Amazon region. *Bull. mar. Sci.*, **16** (1) : 102-123.

Yoneshigue-Braga, Y., S. Abdala Jacob, D. L. André, I. Diniz, E. Malheiro Vergara, et R. Coutinho, 1977. — A preliminary study using untreated municipal servage as a basic algal culture media. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **105** : 1-6.

Yoneshigue-Braga, Y., et L. D. Druehl, 1977. — Further studies on seasonal growth and succession of tropical phytoplancton cultured in deep water. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **108** : 1-22.

Yoneshigue-Braga, Y., et E. G. Rodriguez, 1975. — Estudos preliminares do crescimento de *Isochrysis galbana* Parke, usando a água profunda como meio básico. *Inst. Pesq. Marinha*, Rio de Janeiro, **90** : 1-7.

Zimmermann, C., 1913-1919. — Contribuição para o estudo das Diatomáceas dos Estados Unidos do Brasil. *Broteria*, sér. Botânica, **11** à **17**.

Manuscrit déposé le 16 avril 1980.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, nº 4 : 341-385.

Corrélations entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidées (Ombellifères)

par Michel Guyot, Marie-Thérèse Cerceau-Larrival,
Marie-Claire Carbonnier-Jarreau, Lise Derouet et Josette Relot *

Résumé. — L'étude systématique de la tribu des Caucalideae (Umbelliferae) a été entreprise à l'aide des caractères offerts par la Phytodermologie et la Palynologie. Des définitions phytodermologiques et palynologiques au niveau de la tribu, des genres et des espèces sont proposées, ainsi que des séries phylogénétiques établies d'après les caractères des stomates et des pollens. Ce travail, qui privilégie certains caractères, met en évidence le parallélisme existant entre les types stomatiques et les types polliniques, avec, dans les deux cas, l'expression de caractères à l'échelle cellulaire.

Abstract. — The systematic study of the tribe Caucalideae (Umbelliferae) was done by the means of characters given by Phytodermology and Palynology. At the tribe level, genera level and species level, phytodermological and palynological definitions are proposed, as also phylogenetic series established on the characters of stomata of the epidermises and pollen grains. This research, that gives a preferential rank to some characters, shows up the parallelism between stomatical types and palynological types, with the expression of characters at the cellular scale, in the two cases.

A la suite de travaux réalisés séparément (Cerceau-Larrival, 1962 ; Guyot, 1965, 1966), puis en collaboration à partir de 1971 [1], nous avons constaté qu'il existe chez les Ombellifères de remarquables corrélations entre les types polliniques et les types stomatiques. Ces corrélations observées à l'échelle de la famille (Guyot, 1965, 1966) ont été ensuite retrouvées à l'échelle des tribus (Guyot, 1971*a*) du groupe des *Eryngium* (Cerceau-Larrival, 1971*a*, 1973 ; Guyot, 1971*b*) des genres *Tetrataenium* [2], *Heracleum* [2] et *Bupleurum* [2] (Mandenova & coll., 1978 ; Cauwet & coll., 1978) et de l'espèce monotypique *Vanasushava pedata* [2] (Cerceau-Larrival & coll., 1977 ; Guyot, 1978*a*).

Le présente note est le résultat de recherches phytodermatologiques et palynologiques entreprises en commun, dans le cadre de la RCP 286, au niveau d'une tribu, celle des Cau-

* M. Guyot, et J. Relot : *Laboratoire de Biologie cellulaire et végétale, Faculté des Sciences Mirande, 21000 Dijon.*
M.-Th. Cerceau-Larrival, M.-C. Carbonnier-Jarreau et L. Derouet : *CNRS AI 1254, Laboratoire de Palynologie de l'ÉPHÉ, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.*

1. Dans le cadre de la RCP 286 : « Recherches multidisciplinaires sur la Systématique des Angiospermes : application aux Ombellifères ».
2. Genres étudiés au cours de la RCP 286.

calideae, à partir de la « check-list » [1] proposée par S. Jury et V. H. Heywood en décembre 1973, aux membres de la RCP 286. La liste des espèces retenues par Jury & Heywood, comme formant l'arrangement le plus naturel et constituant la tribu des Caucalideae (67 espèces, 20 genres), a été établie d'après des observations faites essentiellement sur les fruits (anatomie, morphologie, phytochimie : Al Attar, 1974 ; Heywood, 1968 ; McNeil *et al.*, 1969; Heywood & Dakshini, 1971; Crowden *et al.*, 1969; Harborne, 1971, 1976; Harborne & Williams, 1972 ; Williams & Harborne, 1972 ; Harborne & King, 1976).

Cette note a également pour but de proposer une discussion, fondée sur des critères d'ordre cellulaire, afin de définir la tribu, le genre, l'espèce au moyen des caractères stomatiques et polliniques, avec la mise en corrélation des données offertes par les poils (trichomes) et la plantule (type cotylédonaire, ontogénie foliaire).

Une remise en cause des classifications établies à l'intérieur de la Famille des Ombellifères a été proposée par l'un d'entre nous (Cerceau-Larrival, 1962, 1979), et une première révision palynologique de la tribu des Caucalideae au sens Bentham et Hooker, portant sur 38 espèces, a déjà été entreprise (Cerceau-Larrival, 1965). Ces résultats ont d'ailleurs été confirmés par l'étude des types stomatiques (Guyot, 1965, 1966, 1971*a* et *b*).

Matériel et méthodes

L'originalité du travail réalisé repose essentiellement sur le fait que ce sont les mêmes échantillons qui ont servi à faire les prélèvements de pollen et d'épiderme. Ces échantillons, pour la très grande majorité, proviennent des Herbiers du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, des collections de Kew et de celles du Département des Sciences des Plantes de l'Université de Reading ; un certain nombre de spécimens frais, cultivés dans les serres du Laboratoire d'Écologie générale du Muséum à Brunoy, ont également été étudiés.

Les techniques d'étude de Palynologie et de Phytodermologie ont déjà été exposées dans nos précédents travaux (Cerceau-Larrival, 1962, 1971*b* ; Cerceau-Larrival et coll., 1970 ; Guyot, 1966). Elles sont aujourd'hui classiques et il n'est pas nécessaire de nous y attarder.

Il paraît, par contre, important de revenir sur les définitions que nous utilisons pour décrire les pollens et les stomates.

— Dans la Famille des Ombellifères, cinq types polliniques fondamentaux ont été établis (d'après le contour interne de l'endexine, en coupe optique méridienne), et mis en série phylétique : le type subrhomboïdal Rh → le type subcirculaire C → le type ovale O → le type subrectangulaire Rg → le type équatorialo-constricté E (Cerceau-Larrival, 1959, 1962, 1967, 1971*b*) (cf. tabl. I).

Cette série phylétique a été confirmée par différents tests de méthodologie (RCP 286), par des observations ultrastructurales et ontogéniques (Cerceau-Larrival, 1979 ; Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1976, 1978 ; Roland-Heydacker & Cerceau-Larrival, 1978), par la biogéographie (Cerceau-Larrival, 1968, 1973, 1974), par la décou-

1. Voir cette check-list en annexe, elle a également été reprise par S. Jury dans sa Thèse de Dr en Ph. (1978*a*).

Tableau I. — Types polliniques rencontrés chez les Caucalideae.

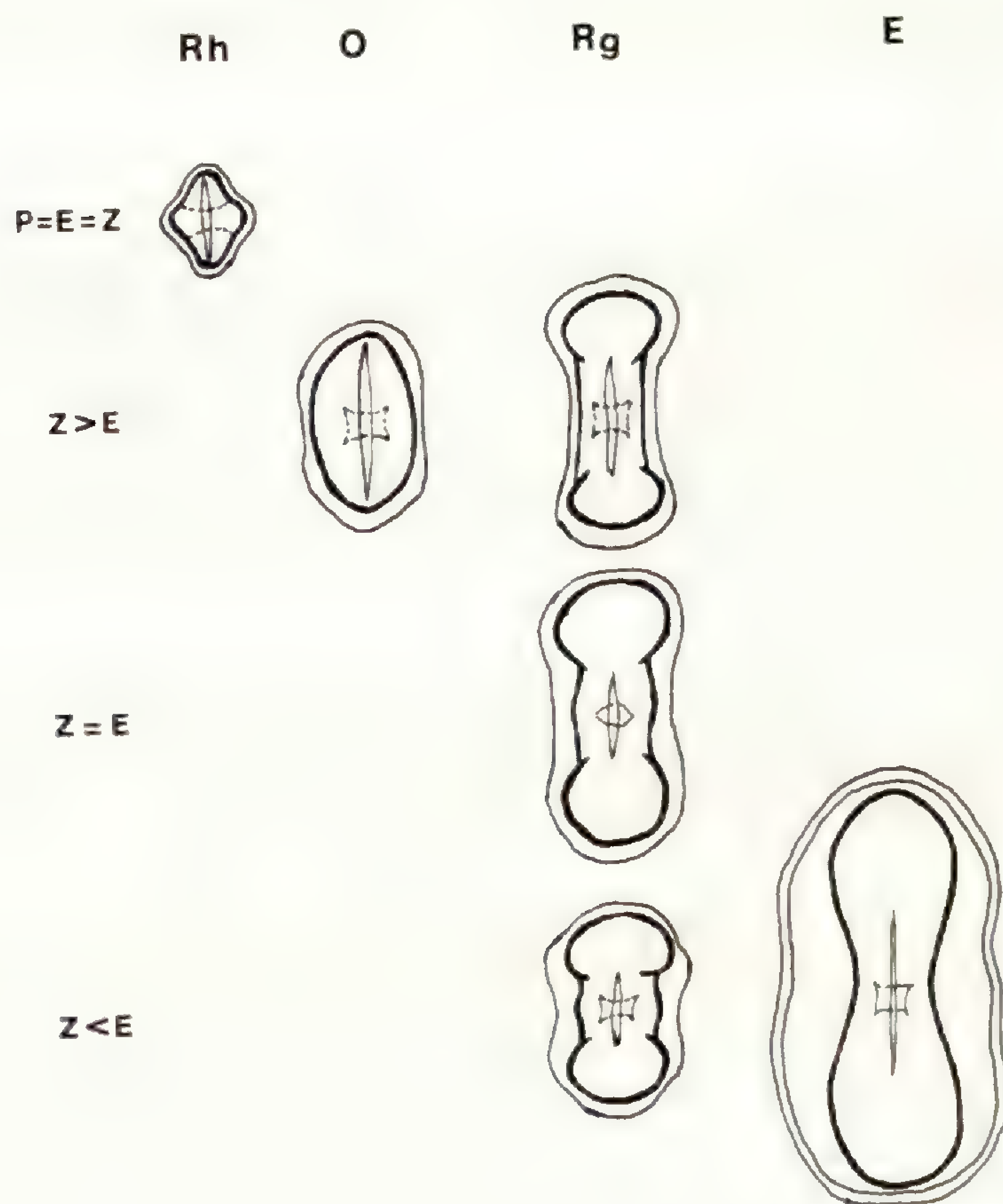
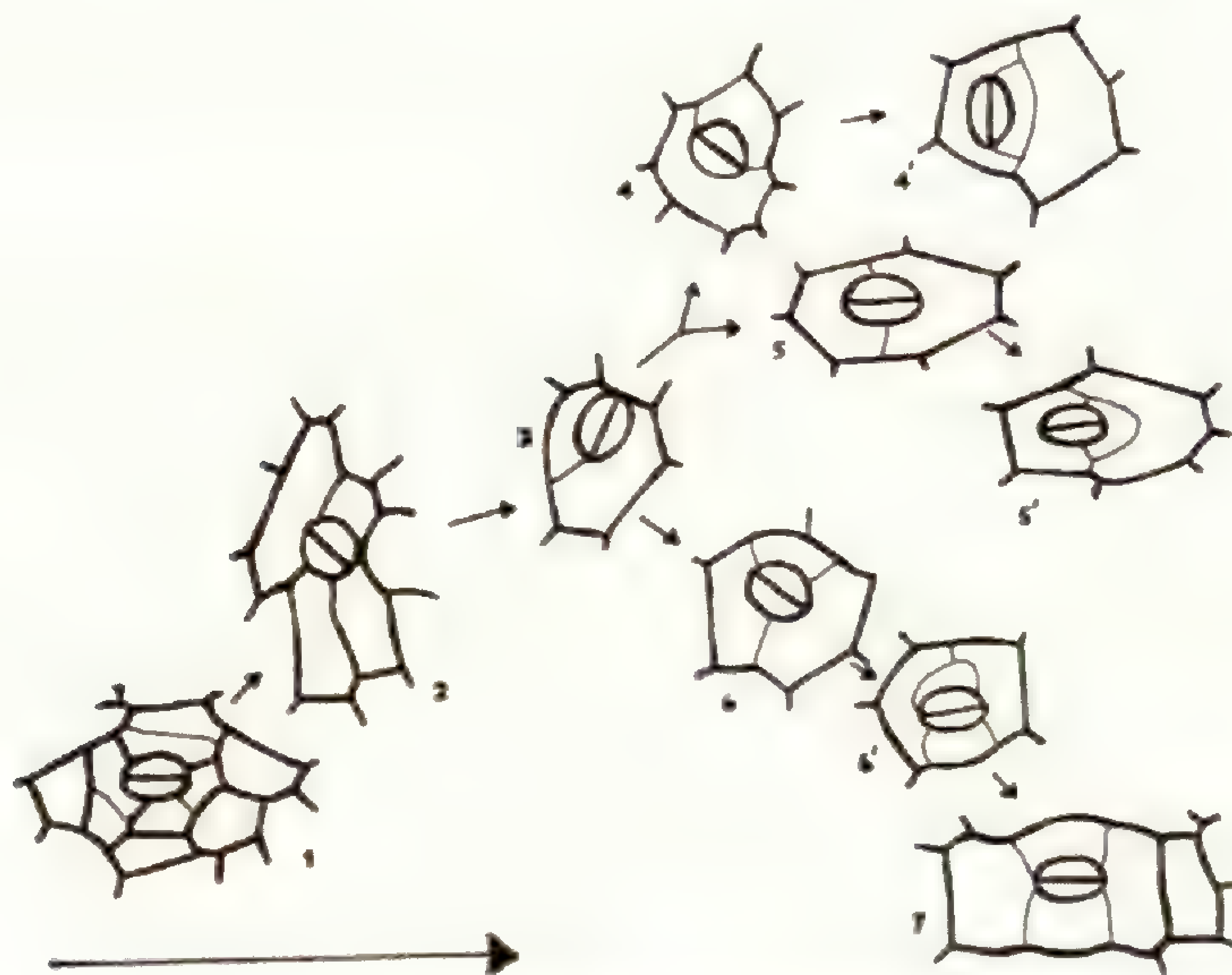


Tableau II. — Relations phylogéniques des divers types de stomates rencontrés chez les Ombellifères.



Les différents types de stomates sont représentés schématiquement : 1, stomate anomocytique périgène ; 2, stomate anomocytique mésopérigène ; 3, stomate anisocytique mésopérigène ; 4, 4′, stomates bicytiques paracytiques ; 5, 5′, stomates bicytiques diacytiques ; 6, stomate anisocytique mésogène ; 6′, stomate tétracytique rattachable au type anisocytique ; 7, stomate tétracytique.

Le sens de l'évolution des types stomatiques est indiqué par des flèches.

verte de pollens fossiles de type subrhomboïdal, subcirculaire et ovale dans des sédiments de la base du Tertiaire (Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, 1978).

— L'ontogénie des stomates et la disposition à l'état adulte des cellules épidermiques qui les entourent permettent de reconnaître chez les Ombellifères les types stomatiques suivants (Guyot, 1966, 1971*a*) : anomocytique périgène (1), anomocytique mésopérigène (2), anisocytique mésopérigène (3), paracytique (4), diacytique (5), anisocytique mésogène (6) et tétracytique (7) (cf. tabl. II).

Il doit être remarqué que la définition de ces types n'est pas en contradiction avec celles proposées par Van Cotthem (1970) et Fryns-Claessens & Van Cotthem (1973), ou plus récemment par Payne (1979). Comme nous l'avons indiqué (Guyot, 1966), Francey (1936) avait déjà reconnu trente-quatre types de stomates. Ce qui nous paraît important, ce n'est pas le dénombrement de tous les cas possibles, mais l'établissement entre ces types, de parentés, notamment des relations ontogéniques, qui en simplifient la description tout en augmentant leur signification systématique.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Plutôt que de consacrer à chaque espèce une description particulière, nous avons d'emblée retenu seulement les données palynologiques et phytodermologiques qui nous ont déjà apporté des corrélations intéressantes (types polliniques et valeur de P — axe polaire — et de E — diamètre équatorial — ; types stomatiques et taille des stomates).

De façon à rendre compte de l'abondance relative des stomates de différents types, pour chaque espèce, est indiqué soit un seul chiffre correspondant au type le plus largement représenté, soit plusieurs chiffres, les types minoritaires étant indiqués entre parenthèses, les exceptionnels entre doubles parenthèses. Une telle représentation a déjà été utilisée antérieurement (Guyot, 1978*b* ; Mandenova & coll., 1978).

Le tableau III donne l'ensemble des résultats stomatiques et palynologiques.

Tableau III.

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en µm)	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DE P et E
Agrocharis Hochst.				
incognita (Norman) Heywood & Jury	(3), 5	35	O	31 × 22
melanantha Hochst.	(4), 5	35	O	30 × 20
pedunculata (Baker) Heywood & Jury	5	38	O	40 × 24
Ammodaucus Cosson & Dur.				
leucotrichus (Coss. & Dur.) Cos. & Dur.	3, (5), 6	36	Rg	36 × 17
Angoseseli Chiovenda				
mossamedensis (Helw. ex Hiern) Norman	2, 3, ((5))	38	Rg	38 × 18

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en µm)	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DE P et E
Aphanopleura Boiss.				
breviseta (Boiss.) Heywood & Jury	2, 3, (5)	36	Rg	27 × 12
capillifolia (Regel & Schmalh.) Lipsky	3, (5), ((6))	28	Rg	25 × 12
leptoclada (Aitch. & Hemsley) Lipsky	3, (5), ((6))	32	Rg	26 × 12
trachycarpa Boiss.	3, (5), ((6))	23	Rg	32 × 16
Artedia L.				
squamata L.	3, (4), 5	29	Rh	17 × 15
Astrodaucus Drude				
littoralis (Bieb.) Drude	—	—	Rg	45 × 19
orientalis (L.) Drude	3, (5)	32	Rg	37 × 15
persicus (Boiss.) Drude	3, (5)	28	Rg	38 × 16
Caucalis L.				
platycarpos L.	2, 3, ((5)), (6)	38	E	48 × 21
Chaetosciadium Boiss.				
trichospermum (L.) Boiss.	(3), 5	—	E	29 × 12
Cuminum L.				
borszczowii (Regel & Schmalh.) K-Pol.	(3), 5	30	Rg	33 × 18
cyminum L.	3, 5	30	Rg	30 × 15
setifolium (Boiss.) K-Pol.	3, 5	30	Rg	26 × 13
Daucus L.				
Sect. *Daucus* (incl. sect. *Meoides* (Lange) Calest.)				
blanchei Reuter	—	—	Rg	30 × 14
carota L.	5	37	Rg	27 × 12
crinitus Desf.	5	32	Rg	46 × 20
gracilis Steinh.	5	36	—	—
guttatus Sibth. & Sm.	5	27	Rg	40 × 20
littoralis Sibth. & Sm.	5	40	Rg	44 × 22
sahariensis Murb.	5	23	Rg	35 × 16
setifolius Desf.	5	29	Rg	40 × 16
syrticus Murb.	5	30	Rg	36 × 15
tenuisectus Cosson ex Battand.	5	29	E	50 × 21
Sect. *Anisactis* DC.				
durieua Lange	5	24	Rg	30 × 14
glochidiatus (Labill.) Fischer & C. A. Meyer	3, 5	36	O	28 × 20
hochstetteri A. Braun ex Engler	(4), 5	34	O	—
montanus Humb. & Bonpl. ex Sprengel	5	35	—	—
Sect. *Leptodaucus* Thell.				
pusillus Michx.	(3), 5	25	O	27 × 18

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en μm)	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DU P et E
SECT. *Chrysodaucus* Thell.				
aureus Desf.	5	19	Rg	30 × 15
SECT. *Platyspermum* (Hoffm) DC.				
muricatus (L.) L.	(3), 5 même 3,5	30	Rg	33 × 14
SECT. *Pseudoplatyspermum*				
bicolor Sibth. & Sm.	(3), 5	40	Rg	40 × 21
Kozlovia Lipsky				
paleacea (Regel & Schmalh.) Lipsky	2, 3	47	Rg	35 × 15
Orlaya Hoffm.				
daucoides (L.) Greuter	5	32	E	55 × 22
daucorlaya Murb.	5	32	—	—
grandiflora (L.) Hoffm.	5	25	E	60 × 25
Pachyctenium Maire & Pamp.				
mirabile Maire & Pamp.	5	34	Rg	31 × 16
Psammogeton Edgew.				
canescens (DC.) Vatke	2, 3, (5), (6)	38		
var. *canescens*			Rg	31 × 15
var. *biternatus*			Rg	32 × 12
var. *cabulicus*			Rg	31 × 15
var. *buschirensis*			Rg	33 × 15
Pseudorlaya Murb.				
pumila (L.) Grande	5	32		
ssp. *microcarpa*			Rg	35 × 15
Szovitsia Fischer & Meyer				
callicarpa Fisch. & Mey.	3, (4), 5, (6)	28	Rg	35 × 15
Torilis Adans				
arvensis (Hudson) Link	(3), 5	36	Rg	28 × 13
japonica (Houtt.) DC.	(3), 5	21	Rg	26 × 11
leptocarpa (Hochst.) C. C. Townsend	—	—	Rg	32 × 14
leptophylla (L.) Reichenb. fil.	(3), 5	24	Rg	32 × 16
nodosa (L.) Gärtner	(3), 5	34	Rg	26 × 12
stocksiana (Boiss.) Drude	(3), 5	30	—	—
tenella (Delile) Reichen. fil.	(3), 5	25	Rg	24 × 13
ucranica Sprengel	—	—	Rg	28 × 11
Turgenia Hoffm.				
Subgenus *Turgenia*				
latifolia (L.) Hoffm.	5	45	E	64 × 40
lisaeoides C. C. Townsend	(3), 5	38	—	—

ÉCHANTILLONS EXAMINÉS	TYPES STOMATIQUES	TAILLE (en μm)	TYPES POLLINIQUES	VALEURS DE P et E
Subgenus *Lisaea*				
heterocarpa DC.	5	29	E	74 × 40
papyracea (Boiss.) Al-Eisawi & Heywood	5	28	E	64 × 35
strigosa (Banks & Sol.) Al-Eisawi & Hey.	5	32	E	70 × 35
Turgeniopsis Boiss.				
foeniculaceae (Fenzl.) Boiss.	2, 3	26	Rg	38 × 19
Yabea Kozo-Pol.				
microcarpa (Hooker & Arnott) K.-Pol.	2, 3	27		

Résultats systématiques

Définition de l'espèce par les types stomatiques

Il apparaît, d'après le tableau précédent, que pour chaque espèce se trouve réalisée une sorte de *diagnose épidermique* dans laquelle n'interviennent que les types stomatiques rencontrés et la longueur maximale des cellules de garde.

En effet, d'autres caractères tels que la morphologie des parois des cellules épidermiques banales ou la longueur des trichomes sont apparus comme très variables à l'intérieur d'une même espèce, voire sur un même échantillon. En outre, l'étude du trichome sur matériel d'herbier reste très aléatoire compte tenu de sa fragilité.

La reconnaissance des types stomatiques peut, par contre, être clairement observée et se trouve établie à partir de l'observation de plusieurs centaines de stomates même lorsque quelques centimètres carrés seulement de matériel foliaire ont été étudiés.

Les espèces sont dans ces conditions définies soit par un seul type stomatique, soit par plusieurs types stomatiques en proportions relatives différentes qu'il serait sans doute vain de tenter de préciser davantage (Humbert et Guyot, 1973 ; Humbert, 1977).

Nous avons préféré la notation directe pour chaque espèce de sa composition stomatique, plutôt qu'une indication au sein d'un tableau de l'abondance relative des types stomatiques comme l'ont fait Moreau (1971), Cauwet (1976) et Decamps (1976), notamment, dans des buts d'analyse factorielle.

Il s'agit simplement de modes d'expression différents et il est facile de passer de l'un à l'autre. Néanmoins, cette façon de procéder définit directement pour chaque espèce *sa formule stomatique* sans qu'il soit nécessaire de recourir à un tableau.

La présence de ces stomates différents au niveau de l'épiderme d'une même plante peut être rapprochée des degrés de variations, observables pour la morphologie du pollen, au niveau d'une même préparation pour certaines espèces : dans ces espèces, la morphologie pollinique oscille autour d'un type moyen et plusieurs types stomatiques sont représentés.

Définition du genre par les types stomatiques

Dans l'ensemble de la tribu, les espèces d'un même genre présentent, en général, des caractères stomatiques très voisins, sinon identiques. Cependant, une remarquable exception est représentée par le genre *Caucalis* dans lequel il est nécessaire de distinguer, d'une part, *Caucalis platycarpos* aux stomates essentiellement anomocytiques et anisocytiques (pl. II, 2), d'autre part, *Caucalis incognita*, *C. longisepala*, *C. pedunculata*, aux stomates très nettement diacytiques. On peut imaginer rattacher ces derniers à *Agrocharis*, par exemple, comme l'ont proposé Heywood & Jury (1978).

Dans le genre *Daucus*, également, on pourrait retirer les espèces *D. glochidiatus* et *D. muricatus* dans lesquelles le type diacytique est nettement représenté, mais à peu près à égalité avec le type anisocytique mésopérigène, tandis que, dans les autres espèces, il est très nettement majoritaire.

On peut donc considérer que c'est l'homogénéité de la formule stomatique, notamment en ce qui concerne les types les plus évolués, qui confère sa valeur à un genre.

Autres caractères utilisables pour la définition du genre : les trichomes

A l'échelle du genre, il semble que la morphologie des trichomes puisse être prise en compte. Ainsi, les genres *Ammodaucus*, *Angoseseli* ont des poils de morphologie différente de ceux des autres genres : extrémité arrondie, ornementation de fibrilles (Guyot *et al.*, en préparation) (cf. pl. VI, 1, 2) ; les genres *Agrocharis*, *Torilis* possèdent des poils très aigus (cf. pl. VII, 7, 8) différents de ceux des genres *Caucalis* et *Orlaya* (cf. pl. VI, 7, 8).

Le genre *Astrodaucus* (cf. pl. VI, 4) se distingue du genre *Daucus* (pl. VII, 1, 3) et, au sein de ce dernier, ne peuvent être conservés ni *Daucus biseriatus* (cf. pl. VII, 4) aux poils à extrémité arrondie, ni *Daucus setifolius* (cf. pl. VII, 2) aux très longs poils cylindriques (Saenz de Rivas & Heywood, 1974). *D. biseriatus* ne peut sans doute pas être rattaché au genre *Pseudorlaya* contrairement à ce que propose Saenz de Rivas (1974).

Les genres *Lisaea* et *Turgenia* possèdent des poils simples et d'autres complexes qui leur paraissent propres ; l'existence de deux sous-genres reste cependant justifiée (pl. VIII).

La morphologie des trichomes d'*Ammiopsis daucoides*, tout à fait comparable à ceux rencontrés chez les *Daucus*, est en faveur du rattachement de ce genre au genre *Daucus* comme le propose Jury (1978*b*).

Des distinctions génériques peuvent donc être fondées sur la morphologie des trichomes : forme générale, extrémité, base, ornementation visible en microscopie photonique. Les variations dont ils sont l'objet ne peuvent, en l'état actuel de nos connaissances, être utilisées à l'échelle d'une définition d'espèce, ni à l'échelle d'une définition de la tribu.

Définition de la tribu par les types stomatiques

La tribu des Caucalideae apparaît très hétérogène par les diagnoses stomatiques représentées dans les différentes espèces et, par conséquent, ne peut être considérée comme un bon groupement si l'on se réfère à la définition du genre.

Ainsi, les types anomocytiques et anisocytiques mésopérigènes sont seuls représentés chez *Kozlovia paleacea*, *Turgeniopsis foeniculacea*, *Yabea microcarpa*. Ces espèces doivent, selon nous (Guyot, 1978*b* ; Heywood, 1978), avec *Exoacantha heterophylla* où les types

anomocytiques et anisocytiques mésopérigènes sont mêlés à des stomates anisocytiques mésogènes, être séparées des autres dans lesquelles le type diacytique est toujours présent (cf. pl. III, 5 ; pl. V, 4, 5).

Parmi les autres, une mention particulière doit être réservée à *Caucalis platycarpos* (pl. II, 2), *Angoseseli mossamedensis* (pl. I, 4) aux stomates diacytiques exceptionnels, à *Ammodaucus leucotrichus* (pl. I, 3) et à *Szovitsia callicarpa* (pl. IV, 5) où apparaissent des stomates anisocytiques mésogènes plus nombreux que les diacytiques.

D'autre part, il faut aussi distinguer les *Aphanopleura* (pl. I, 5), *Psammogeton* (pl. IV, 2) et *Astrodaucus* (pl. II, 1) aux stomates diacytiques minoritaires mêlés à d'exceptionnels anisocytiques mésogènes.

Enfin, pour les espèces restantes où la présence des stomates diacytiques est importante, il faut rapprocher : *Artedia* (pl. I, 6), *Cuminum* (pl. II, 5), peut-être certains *Daucus* (*D. glochidiatus*, *D. muricatus*) et *Torilis* (pl. IV, 6) où des stomates non diacytiques (anisocytiques mésopérigènes) sont encore abondants ; tandis que, dans les autres genres : *Agrocharis* (pl. I, 1), *Ammiopsis* (pl. V, 6) (rattaché à *Daucus* par Jury en 1978*b*), *Chaetosciadium* (pl. II, 3), *Daucus* (pl. III, 1, 2, 3, 4) (sauf les espèces indiquées plus haut), *Lisaea*, *Orlaya* (pl. III, 6), *Pachytaenium* (pl. IV, 1) *Pseudorlaya* (pl. IV, 4) et *Turgenia* (pl. V, 1, 2, 3), le type diacytique est pour ainsi dire le seul représenté.

Une espèce, nous l'avons vu, possède une formule stomatique caractéristique ; de façon analogue, un genre doit présenter sinon une formule stomatique rigoureusement identique, au moins les stomates les plus abondants du même type ; quant au groupement de niveau supérieur, sous-tribu ou tribu, la définition peut être plus large mais doit éviter de regrouper des espèces pour lesquelles les formules stomatiques présentent des stomates majoritaires évolués de types différents. Il faut tenir compte (Guyot, 1966, 1971*a*, *b* ; Gorenflot & Moreau, 1971 ; Moreau, 1971, Decamps, 1976) des stomates les plus évolués, même s'ils sont peu nombreux, voire exceptionnels, de façon à éviter de regrouper des espèces à tendances évolutives différentes et de façon aussi à placer ensemble des genres à stomates évolués et sans stomates évolués.

Définition palynologique de l'espèce

Une espèce génétiquement stable se caractérise par l'un des cinq types polliniques fondamentaux observés chez les Ombellifères (Rh, C, O, Rg, E) (cf. tabl. IV), et par un ensemble de caractères morphologiques et de valeurs statistiquement stables : taille du pollen (P et E) ; épaississement de l'exine toujours dans les mêmes zones (en ZP, en ZZ, en ZE) [1], ou exine d'épaisseur constante ; longueur de l'ectoaperture ; forme de l'endoaperture. De même, les caractères ultrastructuraux de l'exine sont constants : tectum simple ou structuré, columelles simples ou digitées, surface tectale [2] perforée, cérébroïde, rugulée, striée-rugulée, striée, perforée d'ordre 2.

Si l'on considère le tableau IV, on constate que certaines espèces semblent très comparables ; néanmoins, elles peuvent se différencier par les caractères de la surface tectale :

1. ZP = zone polaire ; ZZ = zone subpolaire ; ZE = zone équatoriale.
2. Au niveau de la surface tectale, les comparaisons doivent se faire toujours dans des zones comparables, car le plus souvent les caractéristiques de la surface tectale sont différentes suivant la zone considérée. Mais, quand les comparaisons sont bien faites, la surface tectale est un excellent caractère spécifique.

Tableau IV.

s/tribus type cotyl.	ARTEDIEAE (L)	AGROCHARIDEAE (L)	DAUCEAE (L)			CAUCALIDEAE (L)		TURGENIEAE (R)
type pol. (M.Ph.)	SUBRHOMBOÏDAL (Rh)	OVALE (O)	SUBRECTANGULAIRE (Rg)			ÉQUATORIALO-CONSTRICTÉ (Ec)		
(M.Ph.)	Ectoaperture longue ou subterminale		Ectoaperture moyenne ou courte					
(M.E.B.)	Surf. tectale perforée à cérébroïde		SANS COLUMELLES TECTALES Surface tectale rugulée à striée-rugulée à striée à E ou Z				AVEC COLUMELLES TECTALES Surf. tectale microperforée (ordre 2)	
(M.Ph.)	éE = éZ	éZ > éE	éZ > éE	éZ = éE	éE > éZ			
P/E < 1,5	*Artedia squamata* (17x15)						COLUMELLES EQUATORIALES DROITES	DIGITEES
1,5 < P/E < 2		*Daucus pusillus* (27x18) *D. glochidiatus* (28x20) •*Agrocharis melanantha* (30x20) *A. incognita* (31x22) •*A. pedunculata* (40x24)		•*Torilis tenella* (24x13)	•*Cuminum borszczowii* (33x18)			•*Turgenia* subg. *Lisaea papyracea* (64x35) •*Turgenia* subg. *Turg. latifolia* (64x40) •*Turgenia* subg. *Lisa. heterocarpa* (74x40)
> 2			*Aphanopleura capillifolia* (25x12) •*A. leptoclada* (26x12) •*Torilis japonica* (26x11) *A. breviseta* (27x12) •*Torilis arvensis* (28x13) •*Cuminum cyminum* (30x15) *Daucus blanchei* (30x14) *Daucus durieua* (30x14) •*Psammogeton canescens* var. *canescens* (31x15) •*P. canescens* var. *cabulicus* (31x15) •*P. canescens* var. *biternatus* (32x15) •*A. trachycarpa* (32x16) •*P. canescens* var. *buschirensis* (33x15) *Pseudorlaya pumila* [illegible] (33x14) [illegible] (35x16) •*Szovitsia* [illegible] (35x15) •*Ammodaucus leucotrichus* (36x17) *Daucus syrticus* (36x15) •*Astrodaucus orientalis* (37x15) •[illegible] (38x16) •*Turgeniopsis foeniculacea* (38x19) *Daucus crinitus* (46x20) •*D. setifolius* (40x16) *D. guttatus* (40x20)	•*Cuminum setifolium* (26x13) •*Torilis nodosa* (26x12) •*Daucus carota* (27x12) •*Pachyctenium mirabile* (31x16) •*Torilis leptophylla* (32x16) •*T. leptocarpa* (32x14) •*Daucus muricatus* (33x14) •*Kozlovia paleacea* (35x15) [illegible] *aristidis* (37x17) *Daucus bicolor* (40x21)	•*Exoacantha heterophylla* (27x12) •*Torilis ucranica* (28x11) •*Daucus aureus* (30x15) •*Angoseseli mosamedensis* (38x18) •*Daucus littoralis* (44x22)	•*Chaetosciadium trichospermum* (29x12) *Daucus tenuisectus* (50x21)	•*Caucalis platycarpos* (48x21) *Orlaya daucoides* (55x22) •*Orlaya grandiflora* (60x25)	•*Turgenia* subg. *Lisaea strigosa* (70x35)

ainsi, par exemple, *Daucus blanchei* et *Daucus durieua* : *Agrocharis melanantha* (pl. IX, 7 et 11) et *A. incognita*.

Deux des quatre variétés de *Psammogeton* (*cabulicus* et *canescens*) (pl. XII, 1 à 5 et 16 à 20) n'ont aucun caractère palynologique qui les différencient ; les deux autres variétés se distinguent par une valeur de l'axe polaire P légèrement plus élevée (var. *biternatus* et var. *buschirensis*) (pl. XII : 6 et 12). Alors que les trois espèces d'*Aphanopleura* (*capillifolia, leptoclada, breviseta*) ont des caractères palynologiques pratiquement semblables, *A. trachycarpa* a une valeur de P. nettement plus élevée (pl. X, 1 à 10).

L'espèce *Torilis tenella* (pl. IX, 8) se différencie bien des autres espèces de *Torilis* étudiées (pl. XIII, 1 à 11) par une valeur du rapport P/E plus faible ; il en est de même de l'espèce *Cuminum boszczovii* (pl. IX, 12 à 15) par rapport aux deux autres espèces de *Cuminum* observées (pl. XI, 6 à 11 ; XIII, 12).

Enfin, des espèces de genres différents semblent très proches par certains caractères palynologiques ; c'est le cas, par exemple, de *Cuminum setifolium, Torilis nodosa, Daucus carota* (pl. XIII, 12, 14 à 18 ; pl. XIV, 16 à 19) qui arrivent néanmoins à se différencier par l'épaisseur du tectum, la surface tectale, la forme de l'endoaperture ; il en est de même pour *Daucus sahariensis, Szovitsia callicarpa* (pl. XI, 17 à 22), *Daucus muricatus* (pl. XIII, 19 à 22) et *Torilis leptocarpa* (pl. XIV, 11).

Pour une même espèce, l'épaisseur de l'exine est généralement constante et présente des maximums toujours dans les mêmes zones. Mais il a été observé quelques différences, notamment au niveau de l'épaisseur du tectum chez des échantillons de provenance écologique différente ; ainsi, par exemple, les échantillons de *Torilis nodosa*, en provenance d'Afrique du Nord, ont un tectum sensiblement plus épais que les échantillons français.

La majorité des espèces étudiées (soit 40 sur 55) se regroupe autour du type pollinique subrectangulaire (Rg), cinq présentent un pollen de type ovale (O), neuf espèces ont un pollen de type équatorialo-constricté (E) et, enfin, une seule espèce possède un pollen de type subrhomboïdal (Rh).

Le groupement étudié est très représentatif de la répartition des types polliniques chez les Ombellifères, répartition indiquée dans des travaux antérieurs (Cerceau-Larrival, 1967). Quelques espèces peuvent montrer une variation pollinique plus ou moins importante, oscillant autour d'un type. C'est le cas de certains hybrides provoqués, comme les cultivars de *Daucus carota* et des taxons en voie de différenciation (spéciation) : *Daucus* [1], *Turgenia, Lisaea*.

Définition palynologique du genre

Un bon groupement, au niveau générique, est caractérisé par l'un des cinq types polliniques fondamentaux, avec un ensemble de corrélations de caractères (forme de l'endoaperture, structure de l'exine) (cf. tabl. V).

Comme il l'a été déjà dit (Cerceau-Larrival, 1962 : 123), le type du pollen, donné par le contour interne de l'endexine, définit parfaitement un « bon » genre : il est constant pour toutes les espèces du même genre. Toutes les espèces d'un « bon » genre ont non seu-

1. Au niveau du genre *Daucus*, nous avons une approche palynologique et phytodermologique de la spéciation possible qui fera l'objet d'une publication ultérieure.

lement le même type fondamental de pollen mais, souvent, les mêmes nuances à l'intérieur du type fondamental.

Certains genres regroupant un grand nombre d'espèces (*Daucus*[1], *Torilis*, par exemple) ont un type Rg fondamental représentatif du genre, avec des espèces se différenciant par des nuances apportées par la taille du pollen, le niveau de l'épaississement de l'exine, la surface tectale, mais certaines espèces ont un pollen de type différent ; ainsi, *Daucus pusillus* et *D. glochidiatus* ont un pollen de type ovale, ce qui les rapproche des *Agrocharis*, et *Daucus tenuisectus* a un pollen équatorialo-constricté, ce qui rapproche cette espèce des genres *Chaetosciadium*, *Caucalis* et *Orlaya*.

Tableau V.

<table>
<tr><td colspan="2">TYPES : SUBRHOMBOIDAL</td><td colspan="2">OVALE</td><td colspan="3">SUBRECTANGULAIRE</td><td colspan="3">ÉQUATORIALO-CONSTRICTÉ</td></tr>
<tr><td></td><td colspan="3">Ectoaperture longue ou subterminale</td><td colspan="6">Ectoaperture moyenne ou courte</td></tr>
<tr><td></td><td colspan="7">SANS COLUMELLES TECTALES</td><td colspan="2">AVEC COLUMELLES TECTALES</td></tr>
<tr><td></td><td colspan="3">Surface tectale perforée à cérébroïde</td><td colspan="4">Surface tectale rugulée à striée-rugulée à striée à E ou Z</td><td colspan="2">Surface tectale microperforée (perforations ordre 2)</td></tr>
<tr><td>P/E</td><td colspan="2">E = Z</td><td colspan="2">Z > E</td><td>Z = E</td><td colspan="4">E > Z</td></tr>
<tr><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>Columelles équatoriales droites</td><td>Columelles équatoriales digitées</td></tr>
<tr><td><1,5</td><td>Artedia</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>1,5 < P/E < 2</td><td></td><td>Agrocharis</td><td>Daucus sect. Leptodaucus sect. Anisactis pp.</td><td></td><td>Torilis pp.</td><td>Cuminum pp.</td><td></td><td></td><td>Turgenia s/g Lisaea pp. s/g Turgenia</td></tr>
<tr><td>P/E > 2</td><td></td><td></td><td></td><td>Ammodaucus
Aphanopleura
• Astrodaucus
Cuminum pp.
Daucus sect. Daucus et Anisactis pp.
• Psammogeton
Pseudorlaya
• Szovitsia
Torilis pp.</td><td>Cuminum pp.
Daucus sect. Platyspermum et Pseudoplatys.
Kozlovia
Pachyctenium
Torilis pp.
Turgeniopsis</td><td>Angoseseli
Daucus sect. Daucus pp. et Chrysodaucus
Exoacantha
Torilis pp.</td><td>Chaetosciadium
Daucus • sect. Daucus pp.</td><td>Caucalis
Orlaya</td><td>Turgenia s/g Lisaea pp.</td></tr>
</table>

• Les columelles subpolaires peuvent être digitées

Définition palynologique de la tribu

Il a déjà été proposé (Cerceau-Larrival, 1962 : 126) que tout bon groupement, à l'échelle des tribus, doit avoir une amplitude de variation du rapport P/E faible, et un même type pollinique.

1. Cf. note 1 page précédente.

Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau IV. Ils aboutissent à la proposition de cinq groupements [1], si l'on tient compte de la lignée cotylédonaire [2], et de la définition donnée au début du paragraphe.

Lignée L

Pollen Rh : $1 < P/E < 1{,}5$

Artedieae

Artedia

Pollen O : $1{,}5 < P/E < 2$

Agrocharideae

Agrocharis
Daucus pp.

Pollen Rg : $P/E \geqslant 2$

Dauceae

Angoseseli
Aphanopleura
Astrodaucus
Daucus pp.
Kozlovia
Pachytaenium
Psammogeton
Torilis

Pollen E : $P/E > 2$

Caucalideae

Caucalis
Daucus tenuisectus
Chaetosciadium
Orlaya

Lignée R

Pollen E : 1,5 P/E 2

Turgenieae

Subgenus *Turgenia* : *T. latifolia*
subgenus *Lisaea* : *L. heterocarpa*, *L. papyracea*, *L. strigosa.*

D'autres subdivisions peuvent être également proposées d'après le type du cotylédon (tabl. VI) (limbe linéaire, allongé-lancéolé pour la lignée L, limbe arrondi, ovale ou oblong, ovale-lancéolé pour la lignée R), le type de la feuille primordiale (FI) (tabl. VII).

Récemment (Cerceau-Larrival, 1979), une classification évolutive des Ombellifères a été proposée au niveau des sous-familles à l'intérieur de deux grandes lignées coty-

1. La dénomination des groupements est faite d'après le genre estimé le plus représentatif.
2. Deux lignées cotylédonaires ont été observées chez les Ombellifères (Cerceau-Larrival, 1962) : les lignées L (linéaire) et R (ronde). Les caractères polliniques ont été mis en corrélation avec les caractères offerts par la plantule.

Tableau VI. — Classification des Caucalideae d'après la forme du limbe cotylédonaire.

SÉRIE COTYLÉDONAIRE RONDE (R)

LIMBE ARRONDI	LIMBE OVALE OU OBLONG	LIMBE OVALE-LANCEOLE
	Turgenia subgenus *Turgenia latifolia*	
	Turgenia subgenus *Lisaea papyracea*	
	Lisaea strigosa	

SÉRIE COTYLÉDONAIRE LONGUE (L)

LIMBE LINEAIRE	LIMBE ALLONGE-LANCEOLE
Agrocharis incognita	*Agrocharis melanantha*
Ammodaucus leucotrichus	*Caucalis platycarpos*
Artedia squamata	*Daucus tenuisectus*
Astrodaucus littoralis	*Orlaya daucoides*
orientalis	*daucorlaya*
Chaetosciadium trichospermum	*grandiflora*
Cuminum cyminum	*Pseudorlaya pumila*
Daucus aureus	*Torilis arvensis*
bicolor	*japonica*
crinitus	
durieua	
glochidiatus	
muricatus	
pusillus	
syrtacus	
Torilis leptophylla	
nodosa	
tenella	

TABLEAU VII. — Classification des Caucalideae
d'après le type de la première feuille primordiale (FI).

SÉRIE COTYLÉDONAIRE RONDE (R)

FI entière	FI découpée	TERNATISEQUEE	PENNATISEQUEE	BIPENNATISEQUEE
			Turgenia subgenus *Lisaea* *papyracea*	
			Turgenia subgenus *Turgenia* *latifolia*	
---→	1 - 3n ---→	TERNATISEQUEE →	PENNATISEQUEE →	BIPENNATISEQUEE
		Agrocharis *incognita*	*Agrocharis* *melanantha*	*Orlaya* *daucorlaya*
		Ammodaucus *leucotrichus*	*Artedia* *squamata*	
		Chaetosciadium *trichospermum*	*Astrodaucus* *littoralis*, *orientalis*	
		Cuminum *cyminum*	*Caucalis* *platycarpos*	
		Daucus *carota*, *crinitus*, *durieua*, *glochidiatus*, *pusillus*, *syrtacus*	*Daucus* *aureus*, *bicolor*, *muricatus*, *tenuisectus*	
		Torilis *arvensis*, *japonica*, *leptophylla*, *nodosa*	*Orlaya* *grandiflora*	
			Pseudorlaya *pumila*	
			Torilis *tenella*	

SÉRIE COTYLÉDONAIRE LONGUE (L)

lédonaires (L et R). Cette classification est basée sur le type de la feuille primordiale dans les trois grands modes de développement observés ; elle est étayée sur les caractères offerts par le pollen (actuel et fossile).

Voici où se situeraient les cinq groupements palynologiques proposés :

Lignée L

- sous-famille des Bupleuroideae
- sous-famille des Hohenackerioideae
  - Artedieae Rh
  - Agrocharoideae O
  - Dauceae Rg
  - Caucalideae E

Lignée R

- sous-famille des Azorelloideae
- sous-famille des Eryngioideae
- sous-famille des Steganotaenioideae
  - Turgenieae E

Hypothèses phylogéniques

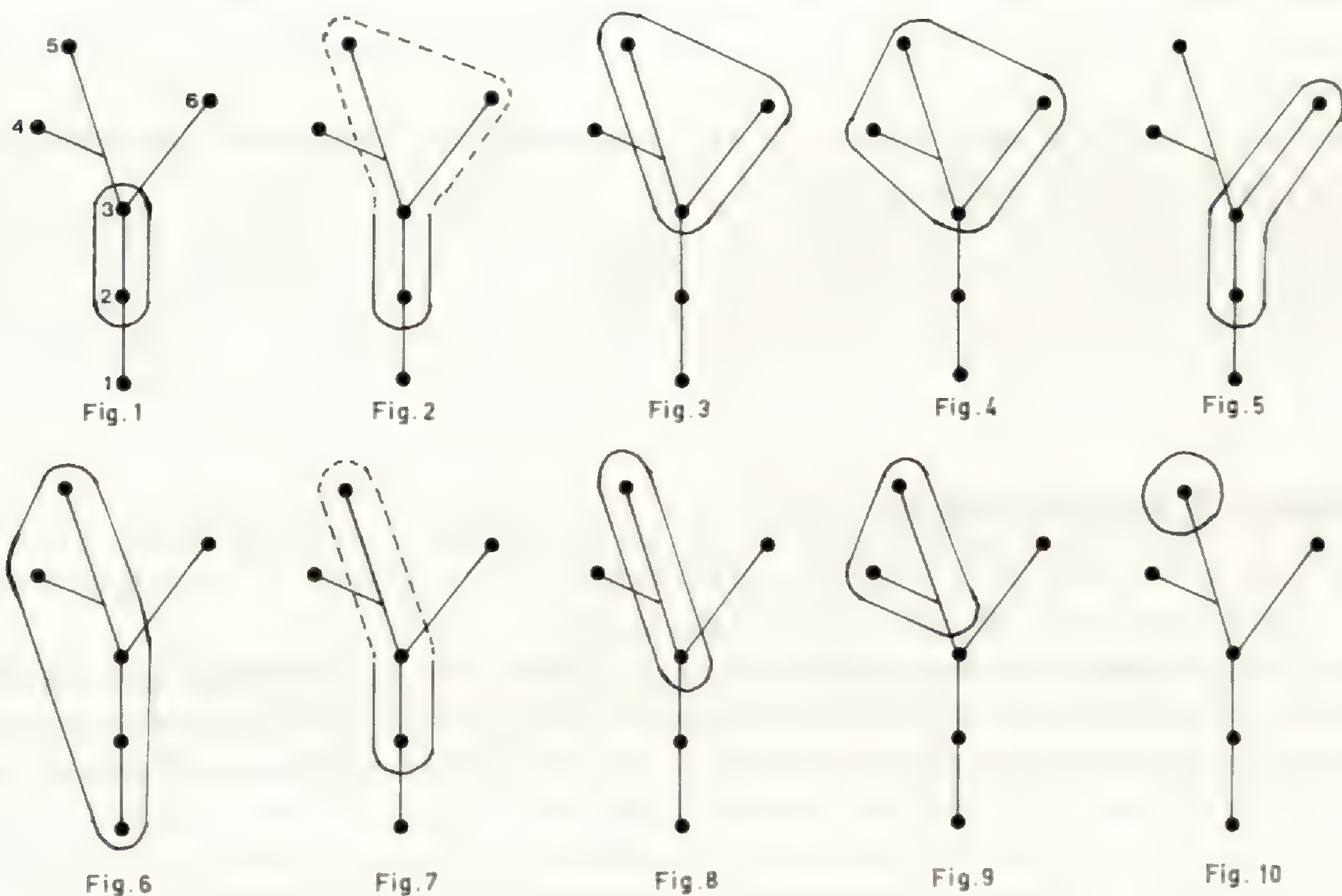
La caractérisation proposée des différentes espèces par le type pollinique et les types stomatiques peut également être utilisée à des fins phylogéniques. En effet, les formes du pollen comme les types stomatiques ont été reliés entre eux selon un ordre qui repose sur des données ontogéniques (Guyot, 1966 ; Humbert, 1977 ; Cerceau-Larrival, 1979 ; Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1978), ultrastructurales (Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1976), biogéographiques (Cerceau-Larrival, 1968, 1973, 1974) et fossiles (Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, 1978.) Cet ordre permet donc, sur chacun de ces plans, de classer les espèces selon leur ordre phylogénique.

Intérêt des types stomatiques

Le classement qui repose sur les types stomatiques fait apparaître *tout l'intérêt des espèces à types stomatiques multiples*, au niveau desquelles se trouvent en quelque sorte *matérialisées les tendances évolutives* réalisées chez les espèces où les types stomatiques évolués sont seuls représentés (cf. tabl. VIII).

Le polymorphisme stomatique prend alors une signification tout à fait remarquable et fournit des sortes de clichés instantanés du cours de l'évolution qui, à partir d'espèces à épidermes à stomates très primitifs, a donné naissance à des espèces à stomates très évolués. Les clichés montrent, d'ailleurs, une extrême variété, accentuée encore, si l'on tient compte de la taille des cellules de garde, témoin, au niveau de chaque diagnose stomatique, d'une sorte de microévolution comparable à celle indiquée par la taille des pollens : cette variété témoigne sans doute à la fois des différents niveaux atteints par cette évolution et des différentes voies suivies. On peut penser qu'il s'agit soit d'une rémanence au niveau des plantes actuelles de caractères ancestraux, soit de l'annonce, au niveau de plantes actuelles, de caractères qui s'accentueront dans les espèces futures.

Tableau VIII. — Réalisation de différents types de diagnose stomatique chez les Caucalideae.



Un certain nombre de remarques peuvent être, d'ores et déjà, formulées à propos de cette représentation de la présence des types stomatiques dans une espèce donnée. Il est relativement facile de placer à un niveau d'évolution les espèces possédant des stomates d'un seul type ; elles apparaissent en tout cas bien distinctes les unes des autres lorsque les types représentés sont différents. Par contre, l'établissement du niveau évolutif est délicat pour des espèces à stomates de types multiples comportant, notamment, des stomates anisocytiques mésopérigènes ; leur niveau ne peut être simplement celui du type le plus abondamment représenté, ni celui des types les plus évolués : ces derniers indiquent des tendances évolutives entre lesquelles un choix sera ultérieurement établi, puisqu'il n'existe pas de plantes chez lesquelles, par exemple, sont représentés à égalité et en abondance des stomates diacytiques et anisocytiques mésogènes. C'est le cas des espèces comptant des stomates anisocytiques mésopérigènes abondants. Il est remarquable que ces stomates soient généralement accompagnés de stomates de types différents, ce qui contribue à leur accorder un rôle de carrefour, sans doute mérité en raison du caractère d'instabilité qu'ils présentent entre les stomates mésogènes à deux cellules compagnes ou ceux à trois cellules compagnes.

Cependant, ces espèces à types stomatiques multiples sont celles qui expriment les caractères les plus complexes puisqu'elles représentent une synthèse, complète parfois, de tous les types qui peuvent se rencontrer dans une famille. Il ne faut donc pas assimiler de manière schématique complexité à caractère évolué ou simplicité à caractère primitif, et cela même sans faire appel à des notions d'évolution régressive : le passage des espèces

à stomates anomocytiques à des espèces à stomates diacytiques se fait par des espèces dont l'épiderme peut présenter un mélange complexe de types stomatiques différents.

L'instabilité de ces espèces intermédiaires, leur caractère dynamique, peuvent être schématiquement représentés par un graphique stylisant les relations déjà établies (cf. tabl. VIII).

Une espèce stable, évoluée ou non, est représentée par une portion de droite relativement courte (cf. tabl. VIII, fig. 1, 10).

Une espèce intermédiaire, en équilibre, en cours d'évolution, est représentée par plusieurs points reliés par plusieurs portions de droites (tabl. VIII, fig. 3, 6, 9).

Il peut être intéressant de remarquer qu'une représentation schématique analogue a été utilisée pour l'établissement de relations intergénériques sur des bases phytochimiques (Molho & coll., 1971 ; Carbonnier & coll., 1978).

Extension à d'autres familles

Une telle conception de la définition stomatique d'une espèce, d'un genre, d'une tribu ou d'une famille peut être étendue à d'autres familles.

Ainsi, les travaux de Gorenflot & Moreau (1971) sur les Saxifragacées, de Decamps (1976) sur les Renonculacées, de Bessis & Guyot (1973, 1978) sur les Solanacées, révèlent les mêmes caractères que nous avons décrits chez les Ombellifères et laissent supposer qu'un traitement analogue peut être proposé pour établir au sein de ces groupes des divisions systématiques et des relations phylogéniques qui sont en accord avec celles établies avec d'autres critères. On peut penser que, avec des variations différentes, les recherches de Tomlinson (1974) s'intègrent dans ce cadre pour les monocotylédones.

Il serait bon que des recherches systématiques soient entreprises dans d'autres familles, dans le même esprit, de façon à valoriser l'utilisation des types stomatiques et ne pas simplement les présenter comme des données à caractère anecdotique, en s'attachant éventuellement à certaines de leurs variations (stomates accolés, réduits à une cellule mère ou à une cellule de garde...) qui n'ont qu'une signification très banale et révèlent des potentialités cellulaires qu'on peut mettre en évidence, au niveau de n'importe quel type stomatique, par la voie de la pathologie expérimentale et notamment par les traitements à la colchicine (Guyot, 1964, 1970 ; Humbert, 1977).

Conclusion sur l'intérêt des types stomatiques

L'exploitation des stomates et la reconnaissance des différents types que l'on peut observer montrent clairement qu'une espèce donnée peut être définie non pas forcément par un type de stomates, comme dans les cas les plus simples, mais par la présence simultanée de plusieurs types qui, d'ailleurs, apparaissent selon un ordre privilégié (Humbert & Guyot, 1973 ; Humbert, 1977).

Le mélange de différents types se trouve être alors une sorte d'*indicateur dynamique des tendances évolutives de l'épiderme considéré*. Certaines espèces à stomates tous primitifs, anomocytiques ou anisocytiques mésopérigènes, peuvent être considérées comme représentantes des souches à partir desquelles se sont différenciées des espèces à stomates tous évolués, du type diacytique mésogène, par exemple ; les espèces présentant un mélange de types peuvent jouer le rôle de témoins intermédiaires de cette évolution.

On peut penser que si l'étude des types stomatiques présente un tel intérêt c'est qu'en fait les types correspondent à une *expression génotypique* non modifiable par le milieu extérieur et que leur définition repose sur une analyse ontogénique qui permet de les relier entre eux d'une façon qui n'est pas arbitraire.

Intérêt des types polliniques

Les résultats obtenus présentés dans les tableaux IV et V sont donnés dans l'ordre phylétique ; la filiation proposée est : pollen subrhomboïdal (très primitif) → pollen subcirculaire (primitif) → pollen ovale (moyennement évolué) → pollen subrectangulaire (évolué) → pollen équatorialo-constricté (très évolué). Cette filiation est étayée par l'ensemble des résultats palynologiques obtenus à ce jour (Cerceau-Larrival, 1962, 1967, 1968, 1971*a* et *b*, 1973, 1974, 1979) ; Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1976, 1978 ; Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, 1978 ; RCP 286, 1974).

La classification proposée (§ Définition palynologique de la tribu) qui découle de ces tableaux est donc une classification évolutive.

Quatre des cinq types polliniques présents chez les Ombellifères se retrouvent dans cette tribu des Caucalideae : Rh, O, Rg, E. Cette tribu correspond, d'une part, à un ensemble phylétique représentatif pour la lignée cotylédonaire longue (cf. tabl. IV), puisque ces quatre types polliniques y sont représentés donnant quatre tribus palynologiques : Artedieae (Rh), Agrocharideae (O), Dauceae (Rg), Caucalideae (E), d'autre part, pour la lignée cotylédonaire ronde, à un ensemble réduit au groupe très évolué des *Turgenia*, à pollen équatorialo-constricté qui forme une tribu palynologique (Turgenieae).

Des pollens fossiles d'Ombellifères de types Rh, C et O ayant été trouvés dans des sédiments paléogènes (Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, 1978), on peut supposer que le genre *Artedia* [1], à pollen Rh, doit descendre d'une souche très archaïque de la lignée cotylédonaire L ; le genre *Agrocharis* [2], à pollen de type O, est probablement, lui aussi, un descendant d'une souche ancienne [3], ainsi que les deux espèces de *Daucus*, à pollen de type O (*D. glochidiatus* [4] section *Anisactis* DC, et *D. pusillus* [5] section *Leptodaucus* Thell.).

La majorité des taxons étudiés est caractérisée par un type de pollen Rg (qui est vraiment le type le plus représentatif des Ombellifères actuelles, notamment dans la lignée cotylédonaire L : Cerceau-Larrival, 1979).

Ces taxons doivent correspondre à un épanouissement plus récent : *Ammodaucus*,

1. Genre monospécifique de l'est du bassin de la Méditerranée, à aire assez restreinte. Les recherches pluridisciplinaires de la RCP 286 ont montré la difficulté de situer ce genre : la phytochimie et la palynologie sont en accord pour indiquer un niveau très primitif, alors que les caractères des fruits, des stomates et des plantules sembleraient en faveur d'un niveau évolutif plus élevé.

2. Genre généralement considéré comme inclus dans le genre *Caucalis* L. (Jacques-Felix, 1970), mais Heywood (1972) et Heywood & Jury (1978), d'après les caractères morphologiques et anatomiques du fruit, ont montré qu'il en était bien distinct ; le genre *Agrocharis* renfermerait quatre espèces rencontrées dans les montagnes d'Afrique tropicale, avec un type de pollen (O) qui les distinguent nettement de celui observé chez *Caucalis platycarpos* (E).

3. D'après Jacques-Felix (1970), l'espèce *A. melanantha* des montagnes du Cameroun aurait une origine paléosubtropicale nord (berceau paléoméditerranéen).

4. Cette espèce se trouve actuellement localisée en Australie et en Nouvelle-Zélande et une révision systématique devrait permettre de la distinguer du genre *Daucus* à pollen (Rg).

5. Cette espèce se rencontre au Chili, au sud de l'Amérique du Sud, à l'ouest de l'Amérique du Nord, à l'est de la Floride et en Caroline du Nord ; il serait également intéressant d'en faire une révision systématique approfondie.

Angoseseli, *Aphanopleura*, *Astrodaucus*, *Chaetosciadium*, *Cuminum*, *Daucus*, *Exoacantha*, *Kozlovia*, *Pachytaenium*, *Psammogeton*, *Pseudorlaya*, *Szovitsia*, *Torilis*, *Turgeniopsis* [1]. L'ensemble de ces taxons présente généralement des adaptations à des conditions xérophytiques, qui se traduisent au niveau du pollen par des épaississements de l'ectexine (en Z ou E) et par un tectum très important pouvant devenir structuré (Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1978 ; Roland-Heydacker & Cerceau-Larrival, 1978).

Des études de paléopalynologie en cours (Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, à paraître) permettront, nous l'espérons, de situer dans les temps géologiques l'apparition des Ombellifères à pollen subrectangulaire (Rg).

Quant aux taxons à pollen équatorialo-constricté (E), aussi bien dans la lignée cotylédonaire longue (*Chaetosciadium*, l'espèce *Daucus tenuisectus*, *Caucalis*, *Orlaya*), que dans la lignée ronde (*Turgenia* subgenus *Turgenia* et *Turgenia* subgenus *Lisaea*), il se trouvent tous localisés dans le bassin de la Méditerranée qui correspond à un centre de différenciation actuel de la famille (Cerceau-Larrival, 1971*b*).

Conclusion sur l'intérêt des types polliniques

L'utilisation des types polliniques repose sur des caractères morphologiques du gamétophyte non affectés par le milieu extérieur et qui, comme dans le cas précédent, correspondent à des étapes ontogéniques. Les types polliniques sont définis chez les Ombellifères par le contour interne de l'endexine (Cerceau-Larrival, 1959, 1962, 1967, 1971*b*). La valeur de ce caractère a été confirmée par différents travaux de statistiques (Van der Pluym & Hideux, 1977*a*), d'ultrastructure (Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1976), d'analyse factorielle des correspondances (Van der Pluym & Hideux, 1977*b* ; Hideux & coll., 1978) et de palynologie fossile (Gruas-Cavagnetto & Cerceau-Larrival, 1978).

Des travaux récents (Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1978) tendraient à prouver la dépendance de ce caractère (contour interne de l'endexine) du seul gamétophyte ; l'ectexine pouvant être soumise à l'influence du sporophyte par l'intermédiaire de la sporopollénine synthétisée à la surface des cellules tapétales, et il pourrait y avoir, également, une relation entre le mode de fonctionnement du tapis et la qualité du tectum (Cerceau-Larrival & coll., 1980).

Conclusions sur les intérêts conjugués des types polliniques et des types stomatiques

Le parallélisme ainsi observé entre la valeur des types stomatiques et des types polliniques reposerait donc sur l'expression de caractères à l'échelle cellulaire qui échappent aux contraintes extérieures et qui, au niveau d'une plante donnée, présentent un éventail de variations retraçant les fluctuations de ces caractères au cours de l'évolution.

L'étude des stomates, comme celle du pollen, peut donc être présentée comme l'étude de données privilégiées dont certaines caractéristiques permettent de révéler des affinités entre des groupes systématiques allant, dans le cas présent, de l'espèce au genre et à la tribu.

1. Pour la répartition géographique de ces genres se reporter à la check-list donnée en annexe.

Il s'agit là d'une méthodologie qui n'accorde pas à priori la même valeur à tous les caractères observés, mais qui, au contraire, en privilégie certains de façon à déceler les affinités significatives entre les taxons de différents niveaux.

Par des études indépendantes des pollens et des stomates, nous avons précédemment montré l'identité des corrélations qu'on peut mettre en évidence à l'échelle de la famille des Ombellifères, ou du genre *Eryngium* (Cerceau-Larrival, 1971*b*). Nous venons de montrer ici que l'exploitation conjointe de l'étude du pollen et des stomates peut aboutir à la mise en évidence des mêmes corrélations au sein de la tribu des Caucalideae.

Les résultats obtenus par ailleurs dans d'autres familles (Saxifragacées, Renonculacées, Solanacées) laissent penser qu'il est désormais possible de généraliser ces résultats et de considérer que les études de palynologie et de phytodermologie méritent d'être à la base des travaux de systématique et de phylogenèse. La méthodologie qui doit être utilisée repose sur un enchaînement logique, établi sur des données ontogéniques de types, qui permet de proposer des regroupements taxonomiques et des filiations phylogéniques ; l'intérêt de l'étude de ces caractères réside dans les corrélations qui existent entre eux et dans la relative rapidité avec laquelle ils sont observés. Il faut, en effet, noter la facilité des prélèvements qui peuvent être effectués sur des matériels frais ou d'herbier.

En outre, les modalités de variations observées à l'échelle d'un échantillon permettent de moduler cette variation de façon plus subtile que la présence ou l'absence d'un caractère : dans un genre, au niveau d'une espèce, dans une espèce au niveau des individus, s'observent des variations de détail qui font qu'un type pollinique à prédominance subrectangulaire peut avoir des rappels ancestraux de tendance ovale ou, au contraire, des formes plus évoluées tendant vers un type équatorialo-constricté (Nigaud, 1970, 1978). En ce qui concerne les stomates, cette variation se traduit également par la présence simultanée de types différents.

L'étude des pollens et des stomates permet donc de définir un niveau taxonomique dynamique qui rend compte des relations évolutives entre les espèces.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude des types stomatiques et palynologiques dans la tribu des Caucalideae s.l. aboutit à des définitions taxonomiques qui permettent des regroupements comparables. Cependant, l'identité de certains regroupements ne doit pas laisser conclure à la superposition parfaite des données.

En effet, certaines divisions suggérées par l'utilisation du pollen, par exemple, ne se retrouvent pas par l'utilisation des stomates et réciproquement. A titre d'exemple, *Artedia* n'apparaît pas remarquable par ses stomates par rapport au groupe le plus nombreux des Dauceae, alors que le pollen lui donne une position particulière, inversement pour *Caucalis*.

Cette constatation n'enlève rien à la validité des corrélations entre caractères polliniques et stomatiques qui montrent *globalement la correspondance dans la tribu des Caucalideae s.l. entre les stomates diacytiques (5) et le pollen subrectangulaire (Rg).*

Les variations observées par rapport à ce schéma correspondent au fait déjà remarqué : « l'évolution du type pollinique et celle du type stomatique se seraient effectuées selon les schémas proposés mais à des vitesses différentes » (Guyot, 1966 : 270) ; le fondement des corrélations qui viennent d'être remises en évidence repose, sans doute, sur le fait que les caractères utilisés sont des données d'ordre cellulaire établies à partir d'études ontogéniques (Guyot, 1965 ; Cerceau-Larrival & Roland-Heydacker, 1978 ; Cerceau-Larrival, 1979).

L'utilisation d'un seul ensemble de données, soit palynologiques, soit stomatiques, peut aboutir à des propositions systématiques et phylogéniques intéressantes. Il apparaît, néanmoins, que la confrontation des deux ensembles précise davantage les relations qui peuvent être établies entre les différents taxons. Cette précision peut se trouver d'ailleurs enrichie encore lorsque d'autres données (trichomes, plantules, etc.) sont apportées ; cependant, on peut craindre aussi que l'addition exagérée de données établies à une échelle autre que cellulaire, celle de l'organe ou de la plante entière, par exemple, introduise des facteurs plus superficiels qui risquent de perturber artificiellement les corrélations établies entre des caractères fondamentaux.

Check-list des espèces d'Ombellifères retenues
Tribu des Caucalideae
(Décembre 1973)

Agrocharis Hochst.

melanantha Hochst.	Tropical Africa (montane)

Ammiopsis Boiss.

? *aristidis* Coss. ex Batt. & Trab.	Algeria
? *daucoides* (Salzm. ex DC.) Boiss.	Morocco

Ammodaucus Coss. & Dur.

leucotrichus (Coss. & Dur.) Coss. & Dur.	

Angoseseli Chiov.

mossamedensis (Welw. ex Hiern) C. Norman (= ? *mazzochii-alemannii* Chiov.)	Angola

Artedia L.

squamata L.	E. Mediterranean

Astrodaucus Drude

littoralis (Bieb.) Drude	S. USSR
orientalis (L.) Drude	S. USSR
persicus (Boiss.) Drude	S. Transcaucasia and Iran

Caucaliopsis H. Wolff

stolzii H. Wolff	Nyasaland

Caucalis L.

platycarpos L. (including *C. bischoffii* Kozo-Pol.)	C. and S. Europe and S. W. Asia
incognita C. Norman	C. Africa
pedunculata Baker (= *C. longisepala* Engler)	E. tropical Africa

Chaetosciadium Boiss.

trichospermum (L.) Boiss.	Levant

Cuminum L.

cyminum L.	C. and S. W. Asia, N. Africa and cultivated
borszczowii (Regel & Schmalh.) Lipsky	C. Asia
setifolium (Boiss.)	C. Asia, Iran

Daucus L.

Section *Daucus* (incl. section *Meoides* (Lange) Calest.)

biseriatus Murb.	N. W. Africa (Sahara)
blanchei Reut.	Lebanon
carota L.	Europe, C. and S. W. Asia, N. Africa, Ethiopia, Canaries, widely introduced
crinitus Desf.	Spain and N. W. Africa
gracilis Steinh.	N. Africa
guttatus Sibth. & SM.	E. Mediterranean
involucratus Sibth. & SM.	Greece and Aegean
jordanicus Post	Jordan
littoralis Sibth. & SM.	E. Mediterranean
sahariensis Murb.	N. W. Africa
setifolius Desf.	Spain and N. W. Africa
tenuisectus Coss. ex Battand.	Morocco

Section *Anisactis* DC. (= *Durieu* Boiss. & Reuter)

durieua Lange	Spain and N. W. Africa
glochidiatus (Labill.) Fischer & C. A. Meyer.	Australia and New Zealand
hochstetteri A. Braun ex Engler	Ethiopia
montanus Humb. & Bonpl. ex Sprengel (= *D. australis* Poepp. ex DC.)	W., S. and C. America
subsessilis Boiss.	Levant and Cyprus

Section *Leptodaucus* Thell.

pusillus Michaux (= *hispidifolius* Clos = *montevidensis* Link ex Sprengel)	Chile, S. South America, W. North America, East to Florida and N. Carolina

Section *Chrysodaucus* Thell.

aureus Desf.	Mediterranean and Canaries

Section *Platyspermum* (Hoffm.) DC.

muricatus (L.) L.	W. Mediterranean

Section *Pseudoplatyspermum* Thell.

bicolor Sibth. & Sm. (= *broteri* Tenore)	E. Mediterranean
syrticus Murb.	N. Africa

Lisaea Boiss.

heterocarpa (DC.) Boiss.	N. W. Iran and S. Transcaucasia
papyracea Boiss. (incl. L. *armena* Schischkin)	W. Anatolia, Russia and Turkish Armenia
strigosa (Banks & Sol.) Eig (= *L. syriaca* Boiss.)	

Orlaya Hoffm.

daucoides (L.) Greuter (incl. *O. topaliana* Beauvard-Thessaly)	S. Europe, S. W. Asia, N. Africa
daucorlaya Murb.	W. part of Balkan Peninsula, Italy
grandiflora (L.) Hoffm.	C. and S. Europe, Transcaucasia, N. Persia

Pachyctenium Maire & Pamp.

mirabile Maire & Pamp.	Cyrenaica

Psammogeton Edgew.

brevisetum Boiss.	S. Iran
canescens (DC.) Vatke	C. Asia, Iran, Himalaya

Pseudorlaya Murb.

minuscula (Pau) Lainz	W. Mediterranean
pumila (L.) Grande	Mediterranean

Torilis Adans

arvensis (Huds.) Link	W., S. and C. Europe, C. & S. W. Asia, N. Africa, introduced in N. America and Australasia
? *chrysocarpa* Boiss. & Bal.	
? *gaillardotii* (Boiss.) Drude	
japonica (Houtt.) DC.	Europe, E. Asia, introduced in N. America, etc.
leptocarpa (Hochst.) C. C. Townsend	Asia Minor
leptophylla (L.) Reichenb. f.	S. Europe, S. W. Asia, N. Africa and Canaries
nodosa (L.) Gärtn.	S. W. Europe, W. Asia, N. Africa, Canaries
scabra (Thunb.) DC.	China, Japan, Formosa, Korea, Pakistan, Nonin Is., Ryuku Is., introduced in N. America
stocksiana (Boiss.) Drude	Iran
tenella (Delile) Reichenb. f.	S. Greece, S. W. Asia
triradiata Boiss. & Heldr.	S. Anatolia
ucranica Sprengel	Southern part of E. Europe

Turgenia Hoffm.

latifolia (L.)Hoffm.	C. and S. Europe, C. and S. W. Asia to Himalaya, India and Afghanistan, W. Africa
lisaeoides C. C. Townsend	Iraq

Turgeniopsis Boiss.

foeniculacea (Fenzl.) Boiss.	S. W. Asia, Bulgaria

Yabea Kozo-Pol.

microcarpa (Hooker & Arnott) Kozo-Pol.

EXCLUDENDA

Exoacantha Labill.

heterophylla Labill. E. Mediterranean

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Al Attar, A., 1974. — Studies in the systematic anatomy, embryology and morphology of the *Umbelliferae* tribe *Caucalideae*. Ph. D. Thesis, University of Reading.

Bessis, J., & M. Guyot, 1973. — Les types stomatiques chez les Solanacées. *C. r. 96e Congr. Nat. Socs sav.*, Toulouse, 1971, **5** : 289-298.

Bessis, J., & M. Guyot, 1978. — An attempt to use stomatal characters in systematic and phylogenetic studies of the *Solanaceae*. *In* : The Biology and Taxonomy of the *Solanaceae*. *Linn. Soc. Symp. ser.*, nº **7** : 321-328.

Carbonnier, J., O. Fatianoff, & D. Molho, 1978. — Phytochimie comparée des taxons rattachés à la tribu des *Peucedaneae* (*Umbelliferae-Apioideae*). *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères* (Perpignan, 1977). « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 387-513.

Cauwet-Marc, A. M., 1976. — Biosystématique des espèces vivaces de *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*) du bassin méditerranéen occidental. Thèse Doct. ès Sc. Université de Perpignan, 848 p., 42 fig., 12 tabl., 40 pl., 24 cartes.

Cauwet-Marc, A. M., J. Carbonnier, M.-Th. Cerceau-Larrival, R. Dodin, & M. Guyot, 1978. — Contribution pluridisciplinaire à la connaissance du genre *Bupleurum* L. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères* (Perpignan, 1977). « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 623-652.

Cerceau-Larrival, M.-Th., 1959. — Clé de détermination des Ombellifères de France et d'Afrique du Nord, d'après leurs grains de pollen. *Pollen Spores*, **1** (2) : 145-190.

— 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique. Thèse Doct. d'État, Paris. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. B, **14** : 1-166.

— 1965. — Le pollen d'Ombellifères méditerranéennes. III. — *Scandicineae* Drude. IV. — *Dauceae* Drude. *Pollen Spores*, **7** (1) : 35-62.

— 1967. — Corrélations de caractères chez les grains de pollen d'Ombellifères. *Rev. Palaeobot. Palyn.*, **4** : 311-324.

— 1968. — Contribution palynologique et biogéographique à l'étude biologique de l'Amérique australe. *In* : Biologie de l'Amérique Australe. CNRS : 11-197.

— 1971*a*. — Plantules et pollens dans le genre *Eryngium* L. Relations avec la Biogéographie. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, **424** : 104-112.

— 1971*b*. — Morphologie pollinique et corrélations phylogénétiques chez les Ombellifères. *In* : V. H. Heywood (Ed.). The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *J. Linn. Soc.*, Bot., **64** (1) : 109-156.

— 1973. — Corrélations de caractères pour une étude biologique du genre *Eryngium* L. *C. r. 96e Congr. Nat. Socs sav.*, Toulouse, 1971, Sciences, **5** : 451-477.

— 1974. — Palynologie et répartition des Ombellifères australes actuelles. Relations avec les géoflores Tertiaires. *Sci. Geol. Bull.* (Strasbourg, 1974), **27** (1-2) : 117-134.

— 1979. — Intérêt de l'ontogénie pour la classification évolutive d'une famille : Série foliaire des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **126** (Actual. bot., 3) : 39-53.

Cerceau-Larrival, M.-Th., M. Hideux, L. Marceau, & F. Roland-Heydacker, 1970. — Cassure du pollen par les ultrasons, pour l'étude structurale de l'exine au microscope électronique à balayage. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **270** : 66-69.

Cerceau-Larrival, M.-Th., & F. Roland-Heydacker, 1976. — Ontogénie et ultrastructure de pollens d'Ombellifères. Tapis et Corps d'Ubisch. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, série D, **283** : 29-32.

Cerceau-Larrival, M.-Th., F. Roland-Heydacker, & M. C. Carbonnier-Jarreau, 1977. — Contribution palynologique à l'étude de *Vanasushava pedata*, Ombellifère archaïque du Sud de l'Inde. *Pollen Spores*, **19** : 285-297.

Cerceau-Larrival, M.-Th., & F. Roland-Heydacker, 1978. — Apport de la palynologie à la connaissance des Ombellifères actuelles et fossiles. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 213-229.

Cerceau-Larrival, M.-Th., L. Derouet, & A. Munsch, 1980. — Primitive and advanced characters of tectum in *Umbelliferea* in relation to tapetum. *Abstract Vth international Palynological Conference*, Cambridge, juillet 1980.

Crowden, R. K., J. B. Harborne, & V. H. Heywood, 1969. — Chemosystematics of the *Umbelliferae*. A general survey. *Phytochemistry*, **8** : 1963-1984.

Decamps, O., 1976. — Ontogenèse des Renonculacées. Essai d'utilisation des méthodes quantitatives. Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles. Toulouse.

Francey, P., 1936. — Étude de l'appareil stomatique chez les Dicotylédones dans un but taxinomique. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, **59** (239) : 1-12.

Fryns-Claessens, E., & W. Van Cotthem, 1973. — A new classification of the ontogenetic types of stomata. *Bot. Rev.*, **39** (1) : 71-137.

Gorenflot, R., & F. Moreau, 1971. — Types stomatiques et phylogénie des Saxifraginées (Saxifragacées). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **270** : 2802-2805.

Gruas-Cavagnetto, C., & M.-Th. Cerceau-Larrival, 1978. — Présence de pollens d'Ombellifères fossiles dans le paléogène du Bassin Anglo-Parisien : premiers résultats. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 255-267.

Guyot, M., 1964. — Action de la colchicine sur le développement des stomates de *Vicia faba*. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **158** (8-9) : 1722-1724.

— 1965. — Les types stomatiques et la classification des Ombellifères. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **260** : 3739-3742.

— 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **113** (5-6) : 244-273.

— 1970. — Action de la colchicine sur la différenciation des cellules stomatiques. *In* : « Colloque de Cytologie expérimentale », novembre 1969. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **117** : 229-238.

— 1971*a*. — Phylogenetic and systematic value of stomata of the *Umbelliferae-Caucalideae*. *In* : The Biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. *J. Linn. Soc.*, Bot., **64** (1) : 199-214.

— 1971*b*. — Types stomatiques et biogéographie du genre *Eryngium*. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogeogr.*, **424** : 113-125.

— 1978*a*. — Contribution phytodermologique (types stomatiques, morphologie des poils) à l'étude de *Vanasushava pedata* (Wight) Mukherjee et Constance, Ombellifère du Sud de l'Inde. *Revue gén. Bot.*, **85** : 11-19.

— 1978*b*. — Intérêt des études de phytodermologie dans la Famille des Ombellifères. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 133-148.

Harborne, J. B., 1971. — Flavonoïd and phenylpropanoïd patterns in the *Umbelliferae. In* : The biology and Chemistry of the *Umbelliferae. J. Linn. Soc.*, Suppl. 1, Bot., **64** : 293-314.

— 1976. — A unique Pattern of Antocyanins in *Daucus carota* and other *Umbelliferae. Biochem. Syst. Ecol.*, **4** 31-35.

Harborne, J. B., & C. A. Williams, 1972. — Flavonoïd patterns in the fruits of the *Umbelliferae. Phytochemistry*, **11** : 1741-1750.

Harborne, J. B., & L. King, 1976. — Flavonoid Sulphates in the *Umbelliferae. Biochem. Syst. Ecol.*, **4** : 111-115.

Heywood, V. H., 1968. — Scanning electron microscopy and microcharacters in the fruit of the *Umbelliferae-Caucalideae. Proc. Linn. Soc.*, London, **179** : 287-289.

— 1971. — Chemosystematic studies in *Daucus* and allied genera. *Boissiera*, **19** : 345-347.

— 1972. — The taxonomic position of *Agrocharis* Hochst. and allied genera. *Notes R. bot. Gnd Edinb.*, **32** (2) : 211-215.

— 1978. — Multivariate taxonomic synthesis of the tribe *Caucalideae. Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 727-736.

Heywood, V. H., & K. M. M. Dakshini, 1971. — Fruit structure in *Umbelliferae-Caucalideae. In* : V. H. Heywood (Ed.), The Biology and Chemistry of *Umbelliferae.* Academic Press., London : 215-232.

Heywood, V. H., & S. L. Jury, 1978. — *Agrocharis. In* : E. Launert (Ed.), Flora Zambesiaca. **4** : 572-575.

Hideux, M., M. Nigaud, C. Pardo, & A. van der Pluym, 1978. — Apport de l'analyse factorielle des correspondances en palynologie : cas de quelques Ombellifères. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 563-573.

Humbert, C., 1977. — Recherches sur la différenciation des stomates. *Revue gén. Bot.*, **84** : 241-304.

Humbert, C., & M. Guyot, 1973. — Types stomatiques et croissance de la feuille chez *Vicia faba. C. r. 96e Congr. Socs sav.*, Toulouse, 1971, **5** : 329-344.

Jacques-Félix, H., 1970. — Contribution à l'étude des *Umbellifloreae* du Cameroun. *Adansonia*, ser. 2, **10** : 35-94.

Jury, S. L., 1978*a*. — Taxonomic studies in the *Umbelliferae* tribe *Caucalideae*. Thèse Ph. D. University of Reading. 417 p.

— 1978*b*. — Tuberculate fruits in the *Umbelliferae*, tribe *Caucalideae. Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 149-159.

Mandenova, I. P., J. Carbonnier, M. C. Carbonnier-Jarreau, A. M. Cauwet-Marc, M.-Th. Cerceau-Larrival, M. Guyot, D. Molho, & J. P. Reduron, 1978. — Contribution à l'étude du genre *Tetrataenium* (DC.) Manden. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique » : 675-725.

Molho, D., P. Jössang, M. C. Jarreau, & J. Carbonnier, 1971. — Dérivés furannocoumariniques du genre *Heracleum* et plus spécialement de *Heracleum sprengelianum* Wight et Arn. et *Heracleum ceylanicum* Gardn ex C. B. Clarke. Étude phylogénique. *In* : Biology and chemistry of the *Umbelliferae. J. Linn. Soc.*, Suppl. 1, Bot., **64** : 337-360.

Moreau, F., 1971. — Apport des caractères stomatiques à la taxinomie et à la phylogénie des Saxifragées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **118** : 381-428.

Mc Neill J., P. F. Parker, & V. H. Heywood, 1969. — A taxonomic approach to the classification of the spiny fruited numbers (tribe *Caucalideae*) of the flowering plant family *Umbelliferae. In* : A. J. Cole, Numerical Taxonomy. Academic Press. London & New York : 129-147.

Nigaud, M., 1970. — Contribution palynologique à l'étude du genre *Peucedanum* L. (*Umbelliferae*). D.E.S., Faculté des Sciences Paris.

— 1978. — Contribution palynologique à l'étude de l'espèce *Peucedanum palustre* Moench (*Umbelliferae*). *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères*, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique » : 231-241.

Payne, W. W., 1979. — Stomatal patterns in embryophytes : their evolution, ontogeny and interpretation. *Taxon*, **28** (1, 2, 3) : 117-132.

R.C.P. 286, 1974. — Rapport d'activité (1972-1974). Document ronéotypé, 42 p.

Roland-Heydacker, F., & M.-Th. Cerceau-Larrival, 1978. — Ultrastructure du tectum de pollens d'Ombellifères. *Grana*, **17** : 81-89.

Saenz de Rivas, C., 1974. — Datos sobre el genero *Pseudorlaya* (Murb.) Murb. (*Umbelliferae*). *An. Inst. bot. A. J. Cavanillo*, **31** (2) : 191-204.

Saenz de Rivas, C., & V. H. Heywood, 1974. — Estudio preliminar sobre los *Daucus* de la España peninsular. *An. Inst. bot. A. J. Cavanillo*, **31** (1) : 97-118.

Tomlinson, P. B., 1974. — Development of the stomatal complex as a taxonomic character in the Monocotyledons. *Taxon*, **23** (1) : 109-128.

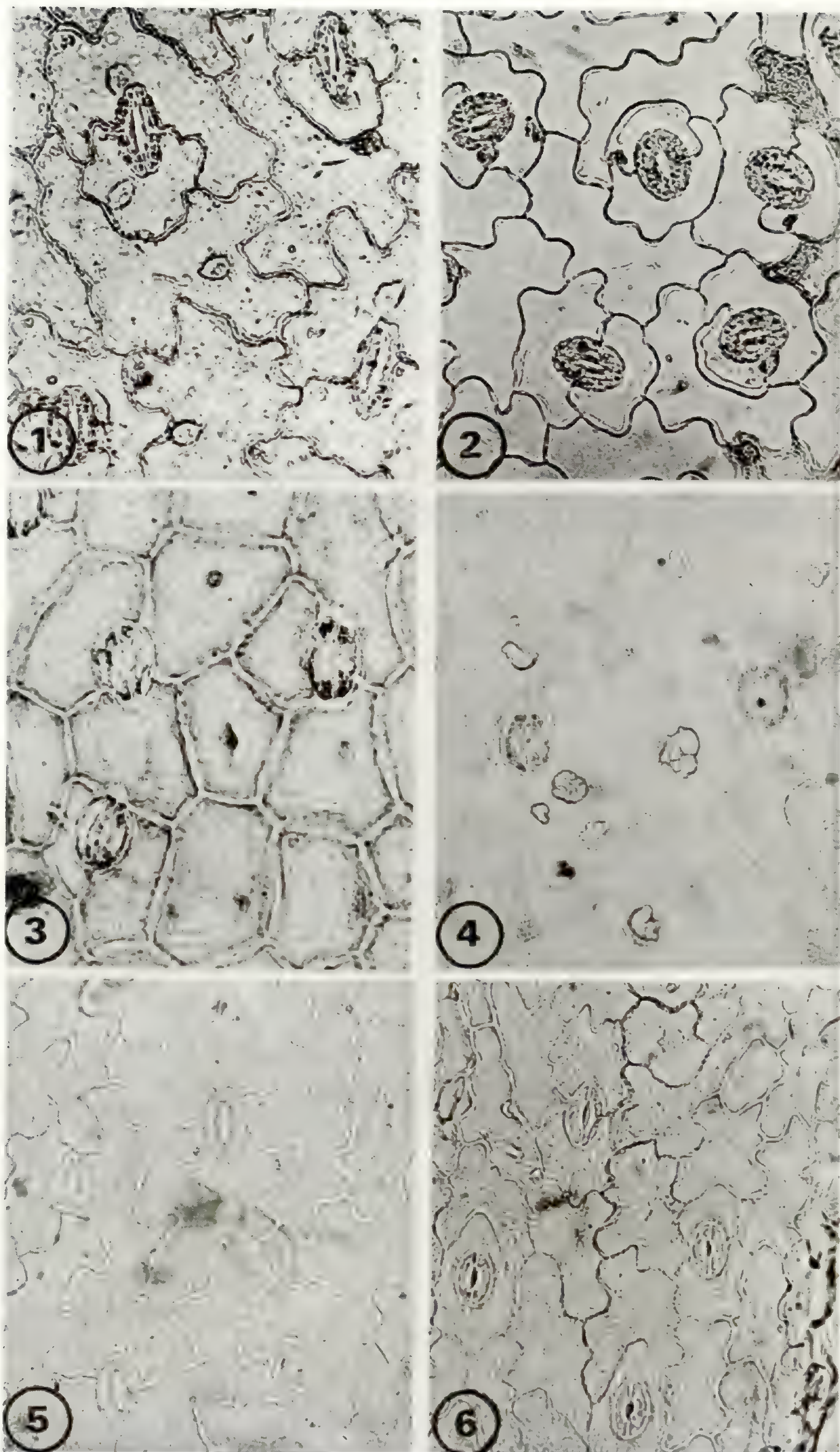
Van Cotthem, W., 1970. — A classification of stomatal types. *J. Linn. Soc.*, Bot., **63** : 235-246.

Van der Pluym, A., & M. Hideux, 1977*a*. — Application d'une méthodologie quantitative à la palynologie d'*Eryngium maritimum* (*Umbelliferae*). *Plant. Syst. Evol.*, **127** : 55-85.

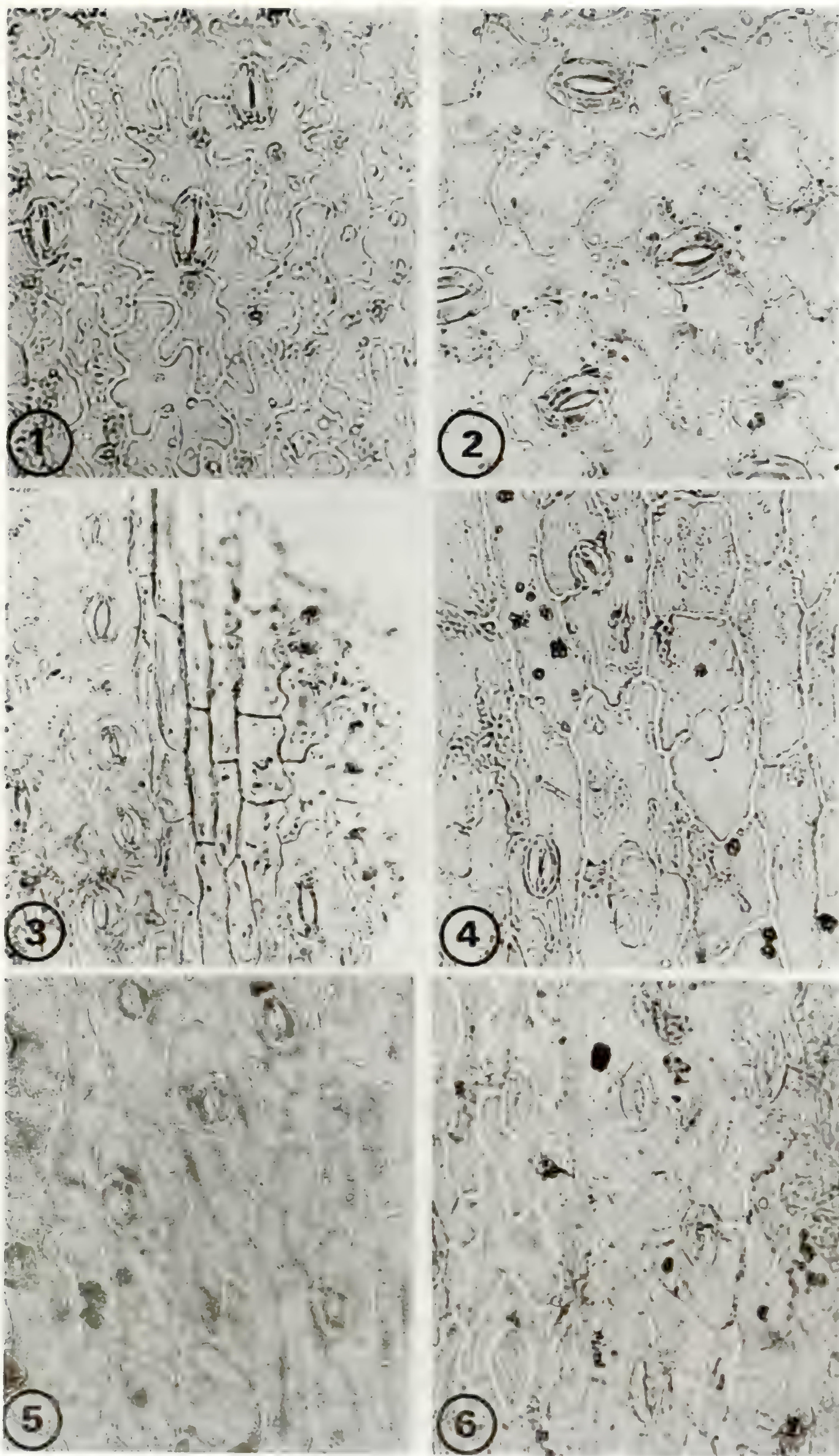
Van der Pluym, A., & M. Hideux, 1977*b*. — Numerical analysis of pollen grain populations of *Eryngium maritimum* L. (*Ombelliferae*). *Rev. Palaeobot. Palyn.*, **24** : 119-139.

Williams, C. A., & J. B. Harbone, 1972. — Essential oils in the spiny-fruited *Umbelliferae*. *Phytochemistry*, **11** : 1981-1987.

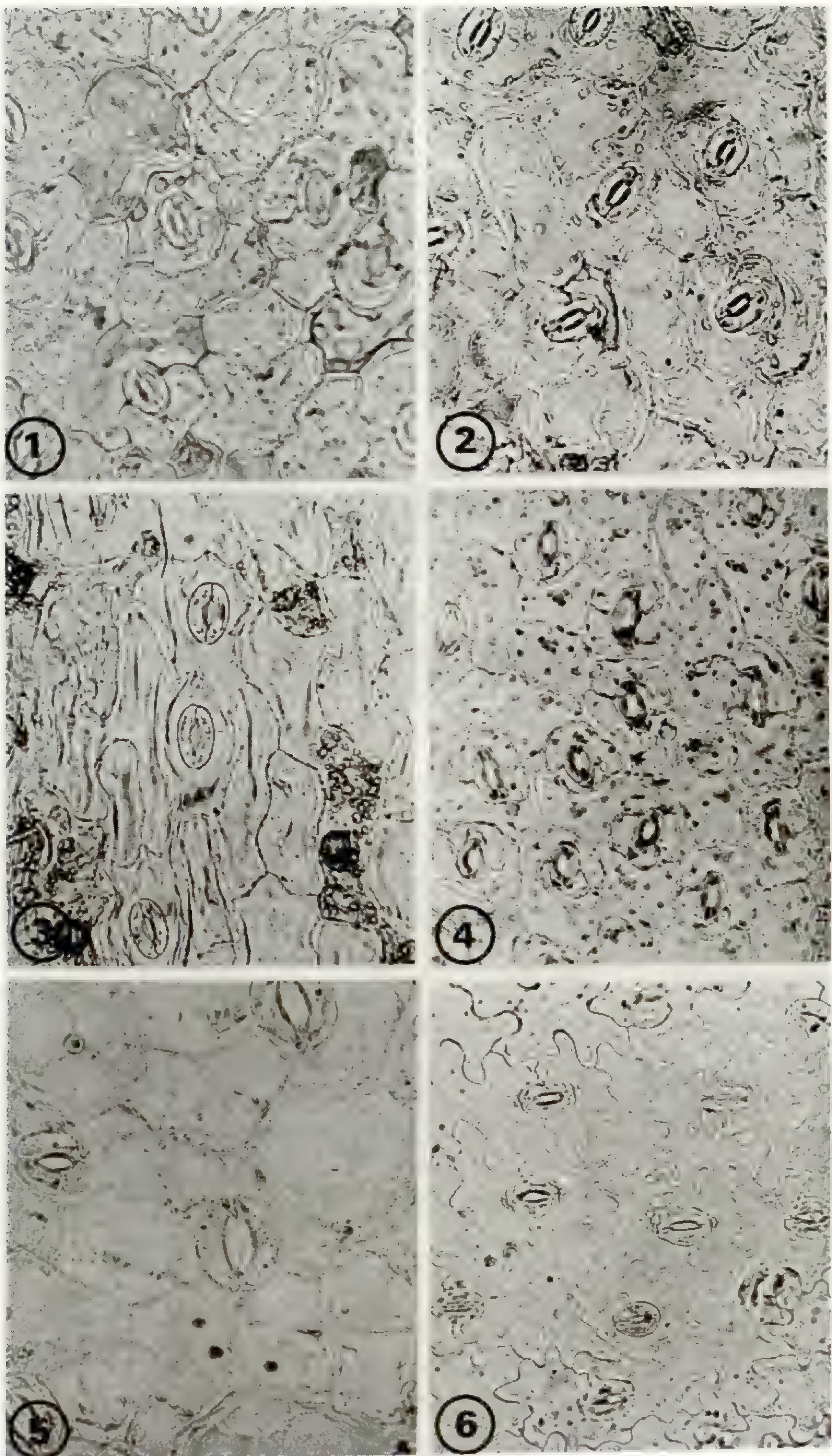
Manuscrit déposé le 17 octobre 1980.



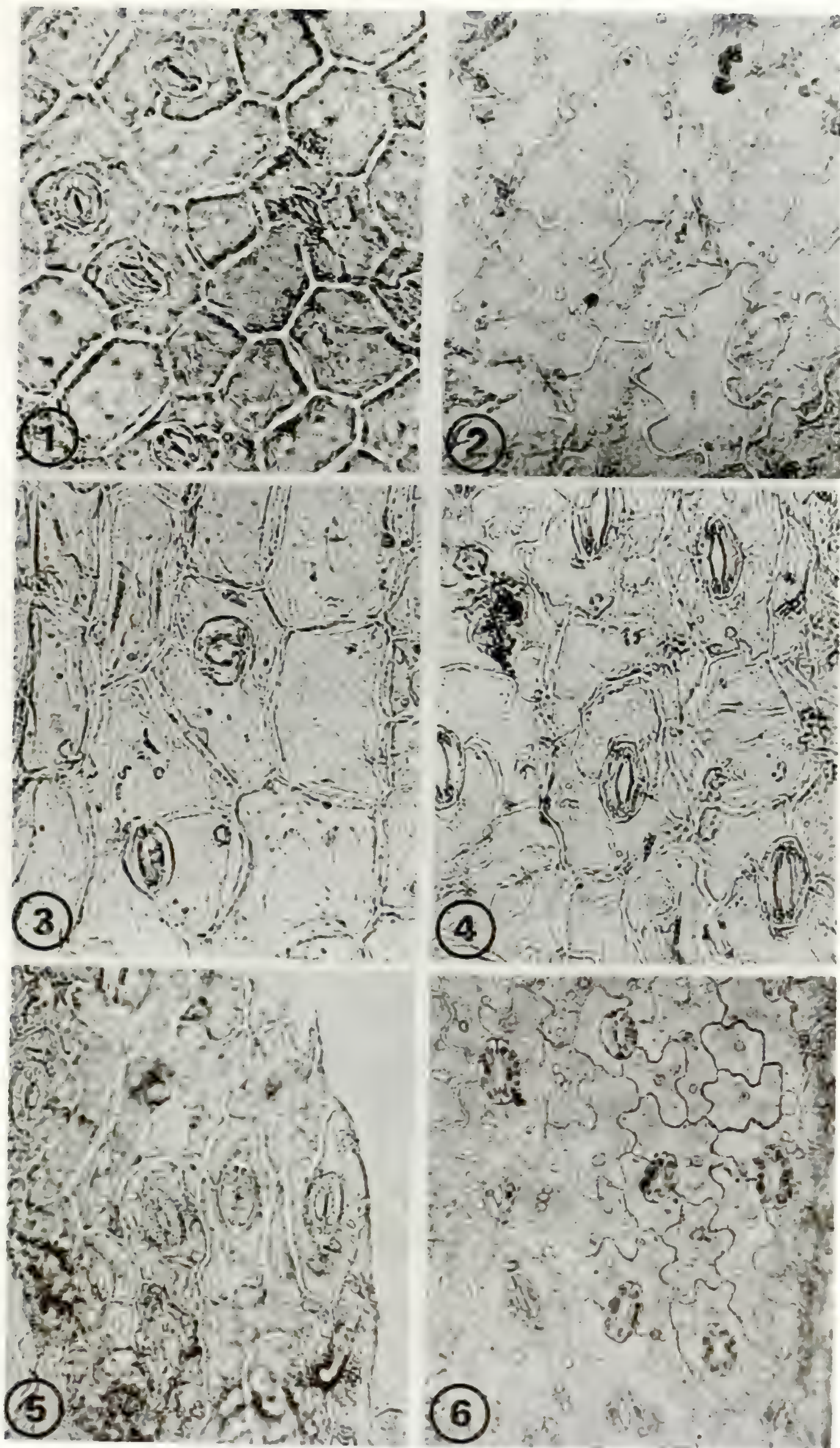
Pl. I. — 1, *Agrocharis melanantha*. 2, *Agrocharis incognita*. 3, *Ammodaucus leucotrichus*. 4, *Angoseseli mossamedensis*. 5. *Aphanopleura leptoclada*. 6, *Artedia squamata*.



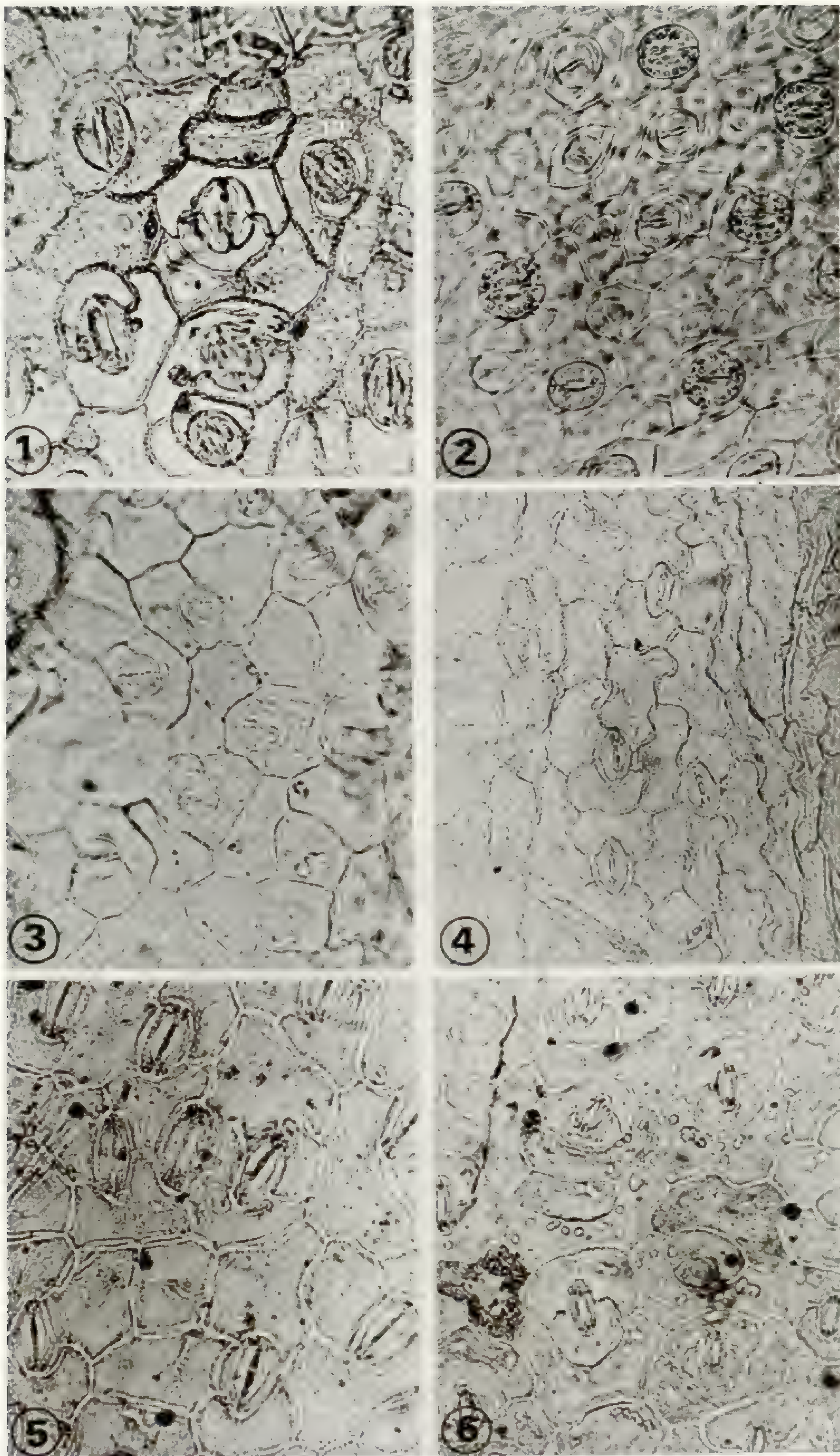
Pl. II. — 1, *Astrodaucus orientalis*. 2. *Caucalis platycarpos*. 3, *Chaetosciadum trichospermum*. 4, *Cuminum borszczowii*. 5, *Cuminum cyminum*. 6, *Cuminum setifolium*.



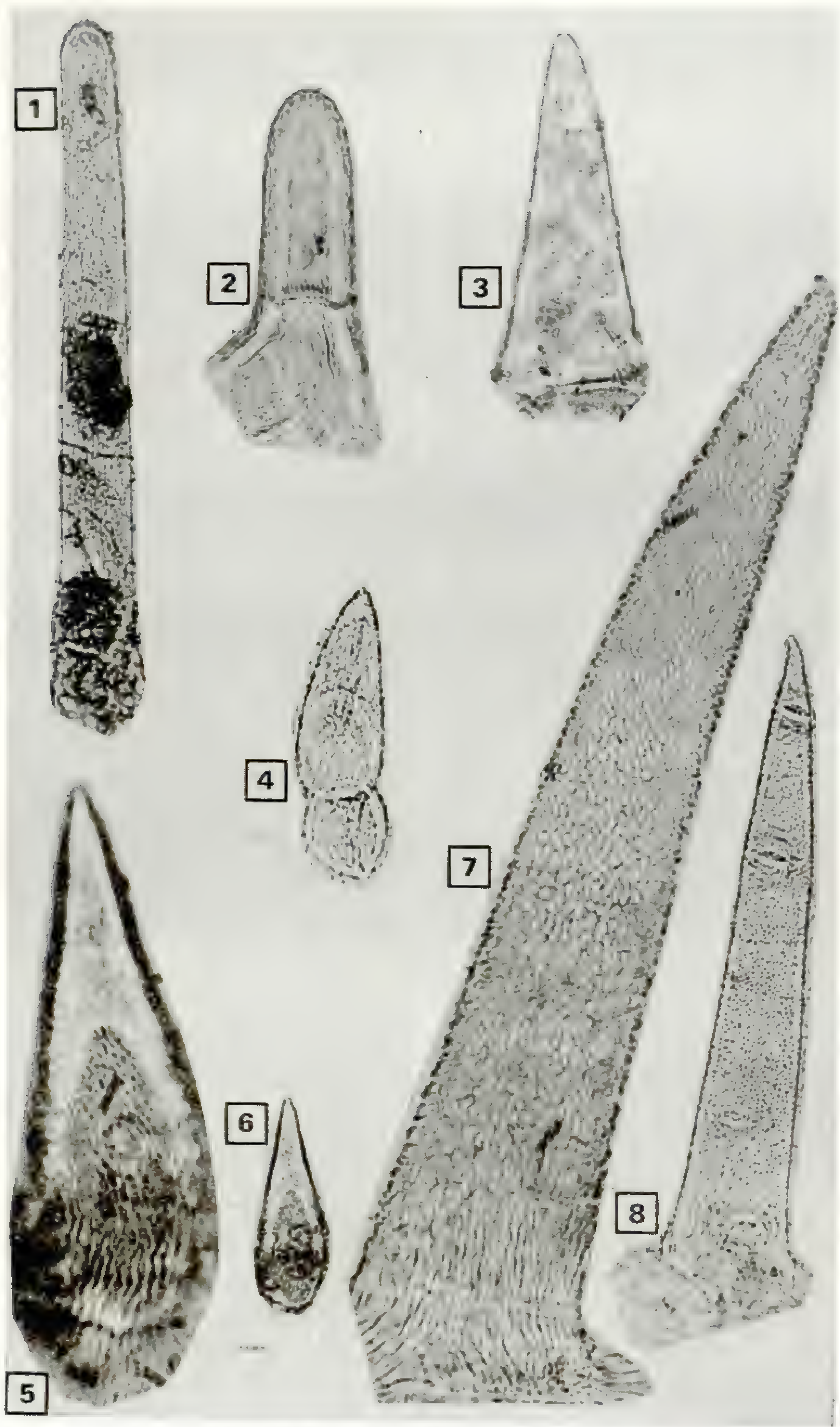
Pl. III. — 1, *Daucus blanchei*. 2, *Daucus carota*. 3, *Daucus setifolius*. 4, *Daucus aureus*. 5, *Kozlovia paleacea*. 6. *Orlaya grandiflora*.



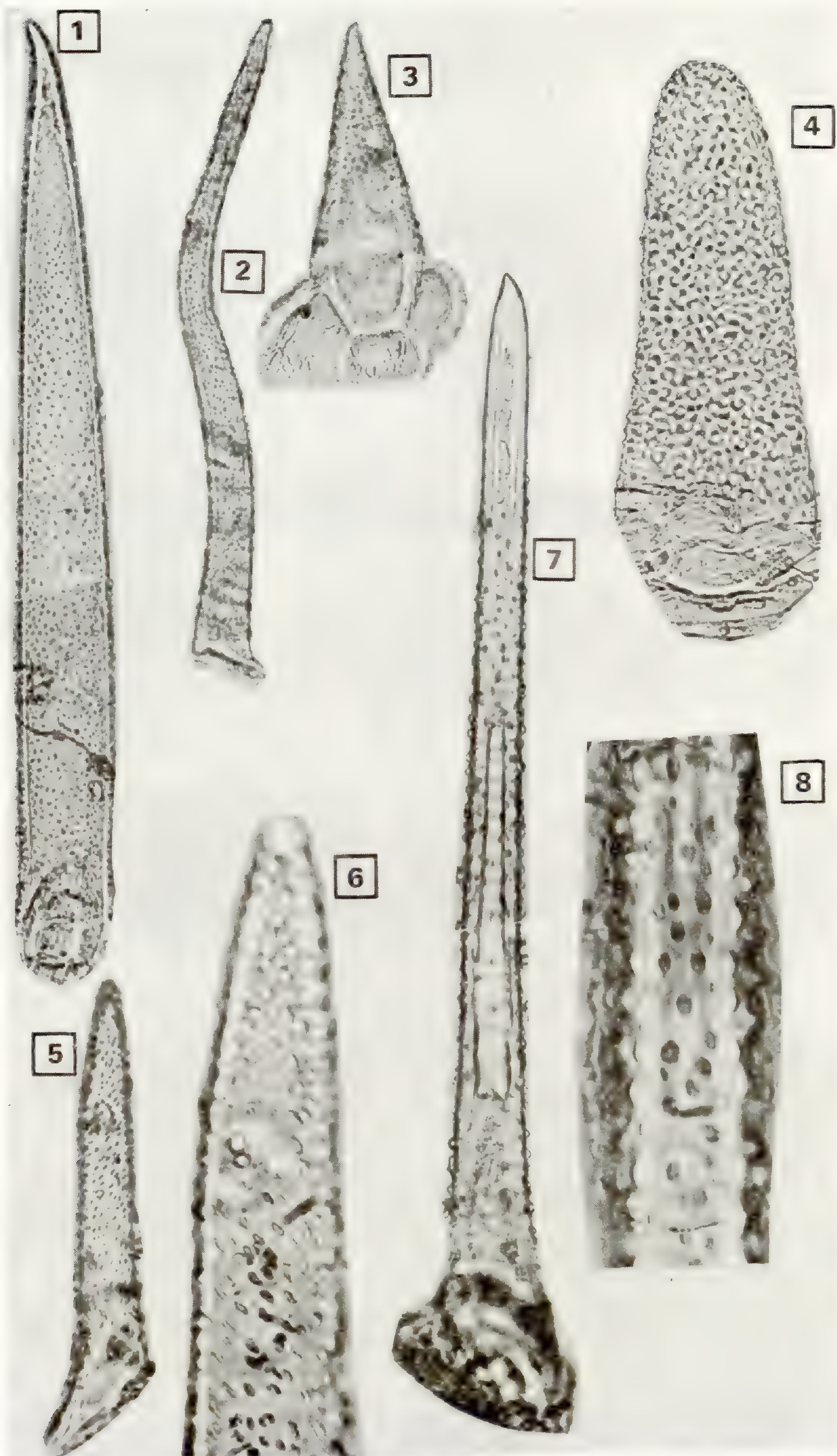
Pl. IV. — 1, *Pachyctenium mirabile*. 2, *Psammogeton canescens*. 3, *Pseudorlaya biseriatus*. 4, *Pseudorlaya pumila*. 5, *Szovitzia callicarpa*. 6, *Torilis arvensis*.



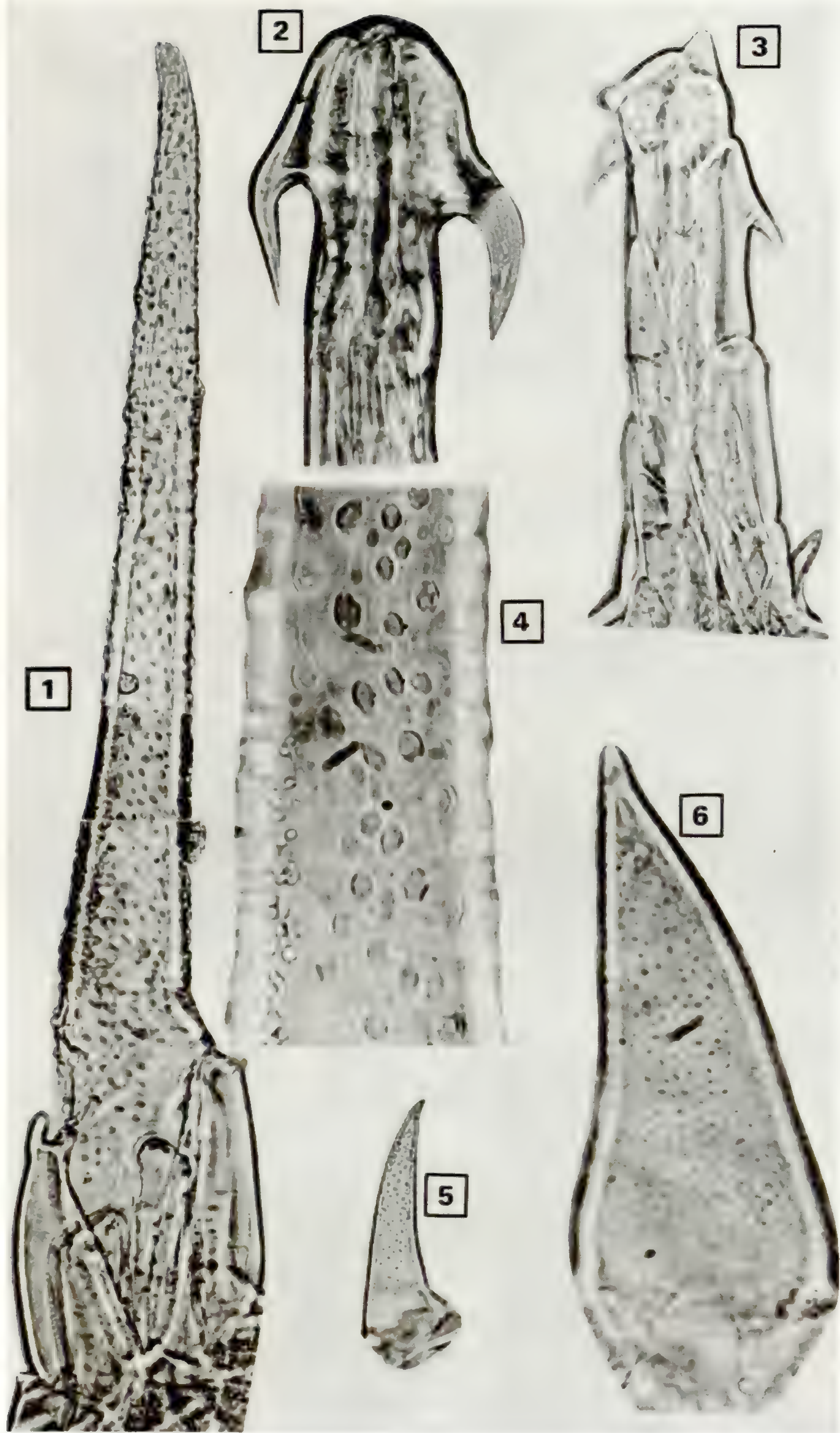
Pl. V. — 1, *Turgenia latifolia*. 2, *Turgenia latifolia* (jeunes stomates). 3, *Turgenia papyracea*. 4, *Turgeniopsis fœniculacea*. 5, *Exoacantha heterophylla*. 6, *Ammiopsis daucoïdes*.



Pl. VI. — 1, *Angoseseli mossamedensis*. 2, *Ammodaucus leucotrichus*. 3, *Kozlovia paleacea*. 4, *Astrodaucus orientalis*. 5, *Artedia squamata* (× 100). 6, *Artedia squamata* (× 40). 7, *Caucalis platycarpos* (× 100). 8. *Caucalis platycarpos* (× 40).



Pl. VII. — 1, *Daucus carota*. 2, *Daucus setifolius*. 3, *Daucus sahariensis*. 4, *Pseudorlaya biseriatus*. 5, *Yabea microcarpa* (× 40). 6, *Yabea microcarpa* (× 100). 7, *Torilis arvensis* (× 40). 8, *Torilis arvensis* (× 100).



Pl. VIII. – 1, *Turgenia latifolia* (poil complexe). 2, *Turgenia papyracea* (poil complexe × 100). 3, *Turgenia papyracea* (poil complexe × 40). 4, *Turgenia latifolia* (× 100). 5, *Turgenia papyracea* (× 40) 6, *Turgenia papyracea* (× 100).



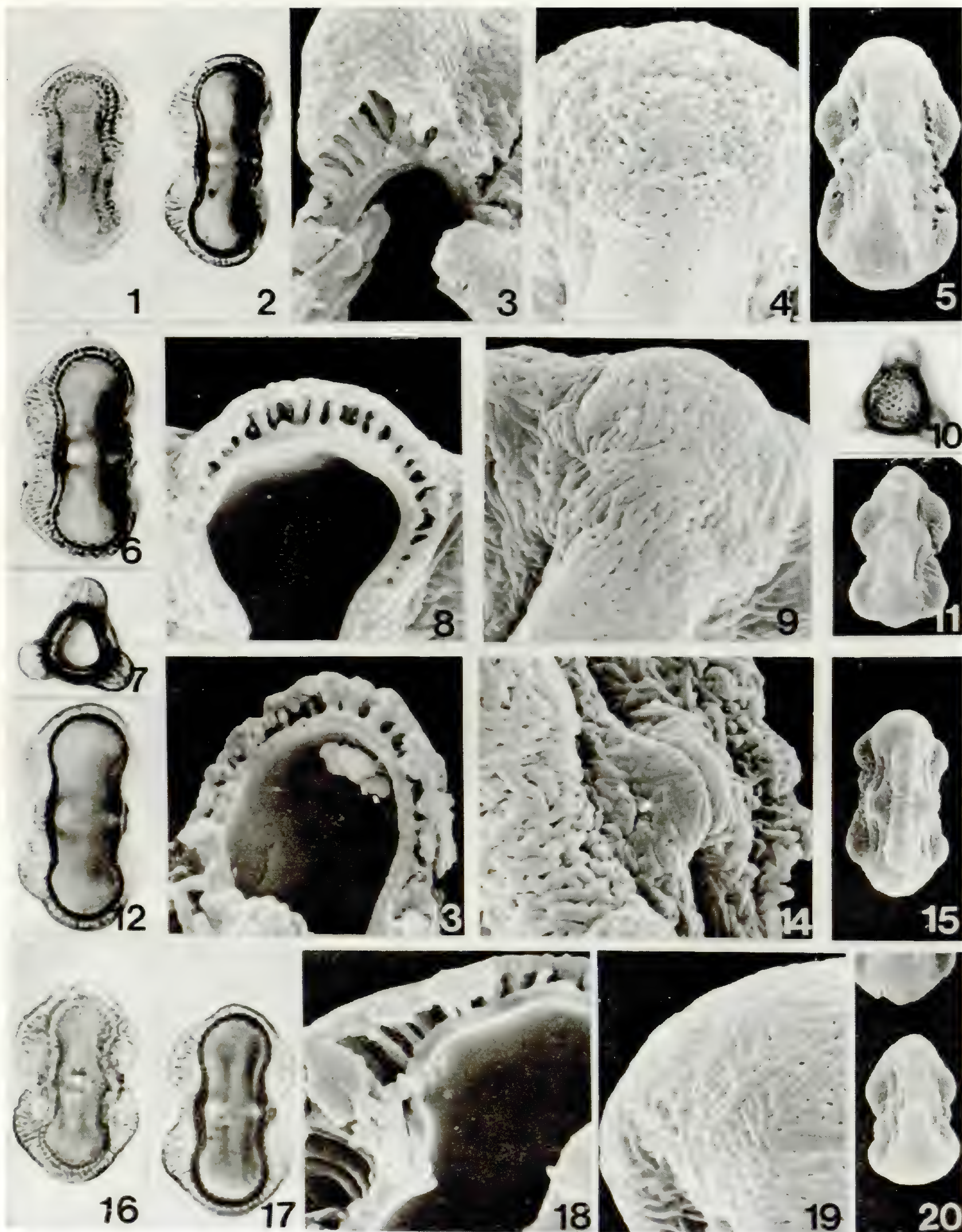
Pl. IX. — 1 à 4, *Artedia squamata* (1 : × 2 850 ; 2 : × 10 000 ; 3 et 4 : × 1 000). 5-6-9-10, *Agrocharis pedunculata* (5 et 6 : × 5 250 ; 9 : × 1 050 ; 10 : × 1 000). 7-11, *Agrocharis melanantha* (× 1 000). 8, *Torilis tenella* (× 1 000). 12 à 15, *Cuminum borzczowii* (12 : × 2 250 ; 13 : × 1 600 ; 14 : × 2 500 ; 15 : × 1 000).



Pl. X. — 1 à 5, *Aphanopleura leptoclada* (1 et 2 : × 1 000 ; 3 et 4 : × 5 250 ; 5 : × 2 600). 6 à 10, *Aphanopleura trachycarpa* (6, 7 et 8 : × 1 000 ; 9 : × 3 000 ; 10 : × 1 150). 11 à 19, *Astrodaucus persicus* (11 à 15 : × 1 000 ; 16 : × 1 350 ; 17 : × 5 000 ; 18 : × 4 500 ; 19 : × 9 000).



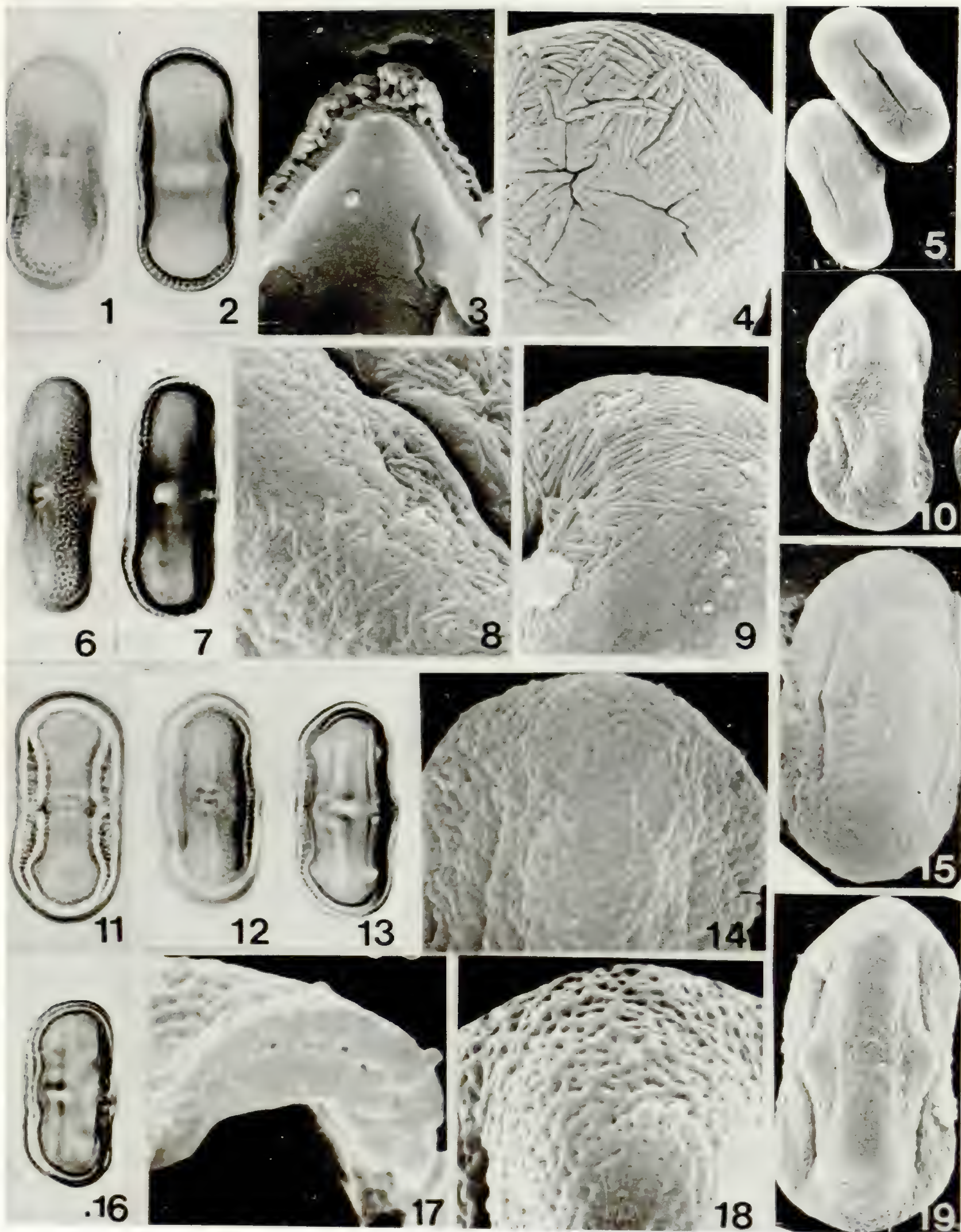
Pl. XI. — 1 à 5, *Ammodaucus leucotrichus* (1, 2 et 5 : × 1 000 ; 3 et 4 : × 5 000). 6 à 11, *Cuminum cyminum* (6, 7, 8 et 11 : × 1 000 ; 9 : × 10 000 ; 10 : × 5 000). 12 à 16, *Daucus setifolius* (12 et 13 : × 1 000 ; 14 : × 11 000 ; 15 : × 5 500 ; 16 : × 1 100). 17 à 22, *Szovitsia callicarpa* (17 à 20 : × 1 000 ; 21 : × 6 000 ; 22 : × 1 100).



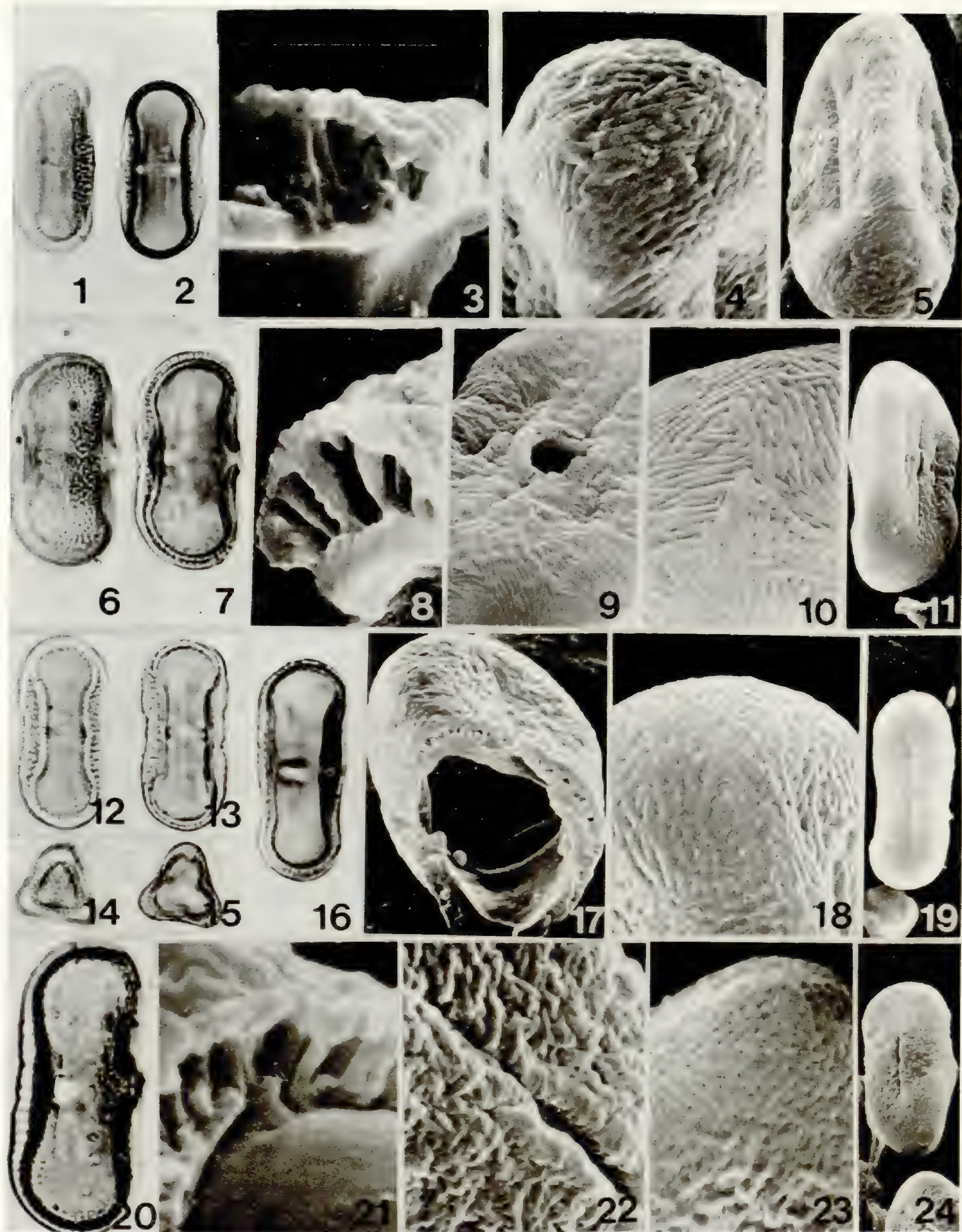
Pl. XII. — 1 à 5, *Psammogeton canescens* ssp. *canescens* (1 et 2 : × 1 000 ; 3 et 4 : × 5 000 ; 5 : × 1 500). 6 à 11, *Psammogeton canescens* ssp. *biternatus* (6, 7, 10 et 11 : × 1 000 ; 8 et 9 : × 5 000). 12 à 15, *Psammogeton canescens* ssp. *buschirensis* (12 : × 1 000 ; 13 et 14 : × 5 500 ; 15 : × 1 100). 16 à 20, *Psammogeton canescens* ssp. *cabulicus* (16, 17 et 20 : × 1 000 ; 18 : × 5 500 ; 19 : × 5 000).



Pl. XIII. — 1 à 7, *Torilis arvensis* (1 à 4 : × 1 000 ; 5 : × 9 000 ; 6 : × 5 500 ; 7 : × 1 100). 8 à 11, *Torilis japonica* (8 et 9 : × 1 000 ; 10 : × 4 500 ; 11 : × 2 250). 12, *Cuminum setifolium* (× 1 000). 13, *Turgeniopsis foeniculaceae* (× 1 000). 14 à 18, *Daucus carota* (14 et 15 : × 1 000 ; 16 : × 11 000 ; 17 : × 8 250 ; 18 : × 2 000). 19 à 22, *Daucus muricatus* (19 : × 1 000 ; 20 : × 11 500 ; 21 : × 5 500 ; 22 : × 1 100).



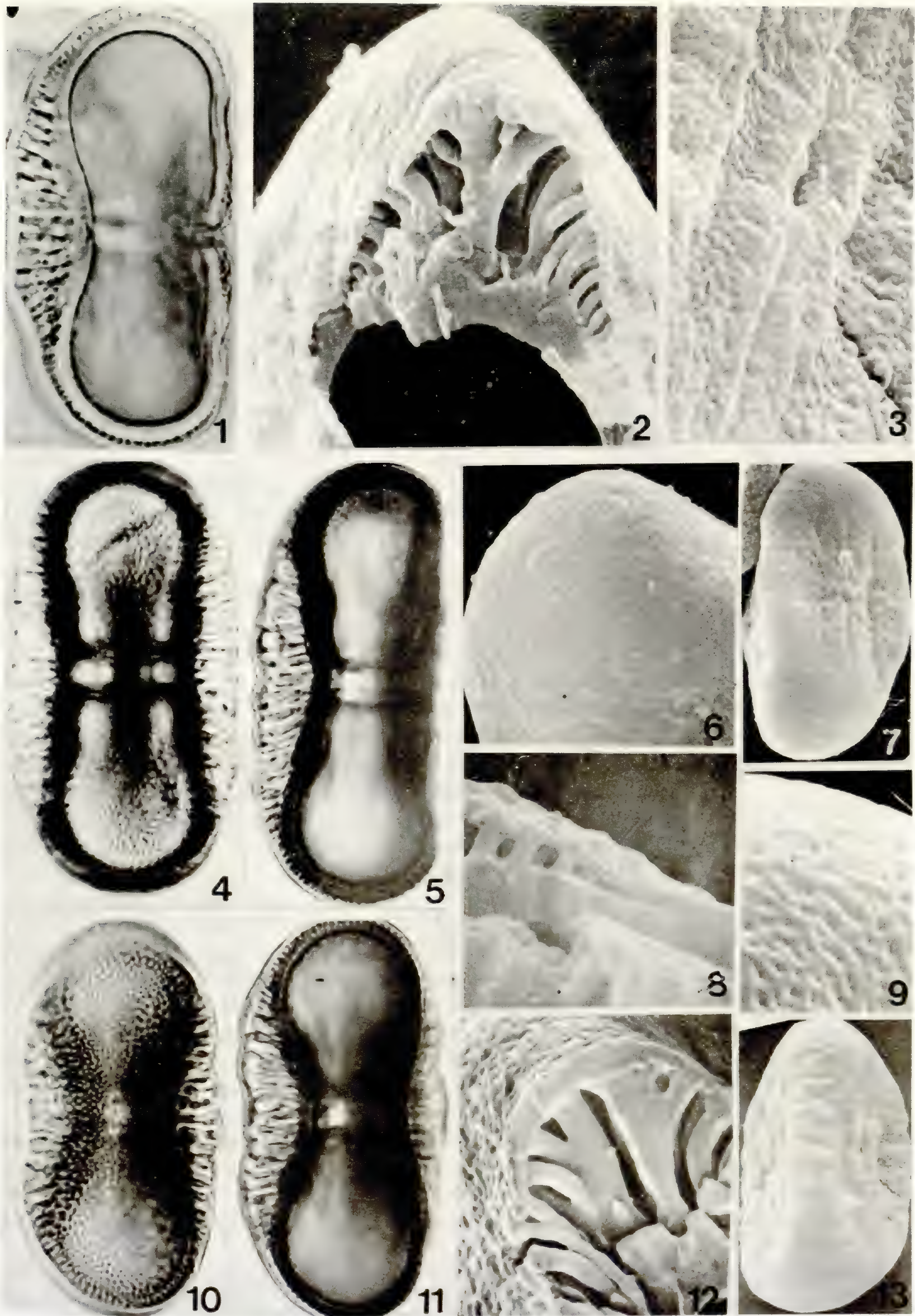
Pl. XIV. — 1 à 5, *Kozlovia paleacea* (1 et 2 : × 1 000 ; 3 : × 4 750 ; 4 : × 4 500 ; 5 : × 900). 6 à 10, *Pachytaenium mirabile* (6, 7 et 10 : × 1 000 ; 8 et 9 : × 5 000). 11, *Torilis leptocarpa* (× 1 000). 12 à 15, *Torilis leptophylla* (12 et 13 : × 1 000 ; 14 : × 5 500 ; 15 : × 2 750). 16 à 19, *Torilis nodosa* (16 : × 1 000 ; 17 : × 10 000 ; 18 : × 7 500 ; 19 : × 2 500).



Pl. XV. — 1 à 5, *Exoacantha heterophylla* (1 et 2 : × 1 000 ; 3 : × 10 500 ; 4 : × 5 500 ; 5 : × 2 750). 6 à 11, *Daucus aureus* (6 et 7 : × 1 000 ; 8 et 10 : × 5 500 ; 9 : × 2 750 ; 11 : × 1 100). 12 à 15, *Torilis ucranica* (× 1 000). 16 à 19, *Angoseseli mossamedensis* (16 : × 1 000 ; 17 : × 2 750 ; 18 : × 5 500 ; 19 : × 1 100). 20 à 24, *Daucus litoralis* (20 : × 1 000 ; 21 : × 10 000 ; 22 et 23 : × 4 750 ; 24 : × 950).



Pl. XVI. — 1 à 4, *Caucalis platycarpos* (1, 2 et 4 : × 1 000 ; 3 : × 10 000). 5 et 6, *Chaetosciadium tricospermum* (5 : × 550 ; 6 : × 5 500). 7 à 10, *Orlaya grandiflora* (7 et 9 : × 1 000 ; 8 : × 8 250 ; 10 : × 1 100). 11 à 14, *Turgenia* subg. *Lisaea heterocarpa* (11 et 14 : × 1 000 ; 12 : × 5 000 ; 13 : × 5 500).



Pl. XVII. — 1 à 3, *Turgenia* subg. *Turgenia latifolia* (1 : × 1 000 ; 2 : × 3 000 ; 3 : × 3 750). 4 à 8, *Turgenia* subg. *Lisaea papyracea* (4 et 5 : × 1 000 ; 6 : × 2 875 ; 7 : × 1 150 ; 8 : × 5 000). 9 à 13, *Turgenia* subg. *Lisaea strigosa* (9 : × 6 750 ; 10, 11 et 13 : × 1 000 ; 12 : × 5 000).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, nº 4 : 387-389.

Constituants alcaloïdiques des feuilles de *Hernandia cordigera*

par M. Lavault, M.-M. Debray et J. Bruneton *

Résumé. — Le contenu alcaloïdique des feuilles de *Hernandia cordigera* a été étudié et comparé à ceux d'autres *Hernandia*. Neuf alcaloïdes ont été isolés et identifiés, huit d'entre eux sont des aporphines.

Abstract. — The alkaloidal content of the leaves of *Hernandia cordigera* has been studied and compared to that of other *Hernandia*. Nine alkaloids are isolated and identified, eight of them are aporphines.

Le genre *Hernandia* représenté par vingt-cinq espèces a déjà fait l'objet d'assez nombreux travaux (**1**) qui concernent surtout les alcaloïdes que l'on a pu y mettre en évidence et qui sont pour la plupart des aporphines (**2**, **3**). Dans un précédent mémoire nous avons décrit l'isolement de huit alcaloïdes à partir des écorces de tiges d'une espèce néo-calédonienne : le bois-bleu = *Hernandia cordigera* Vieillard (**4**). Nous rapportons ici les résultats de nos travaux sur les feuilles de cette même espèce.

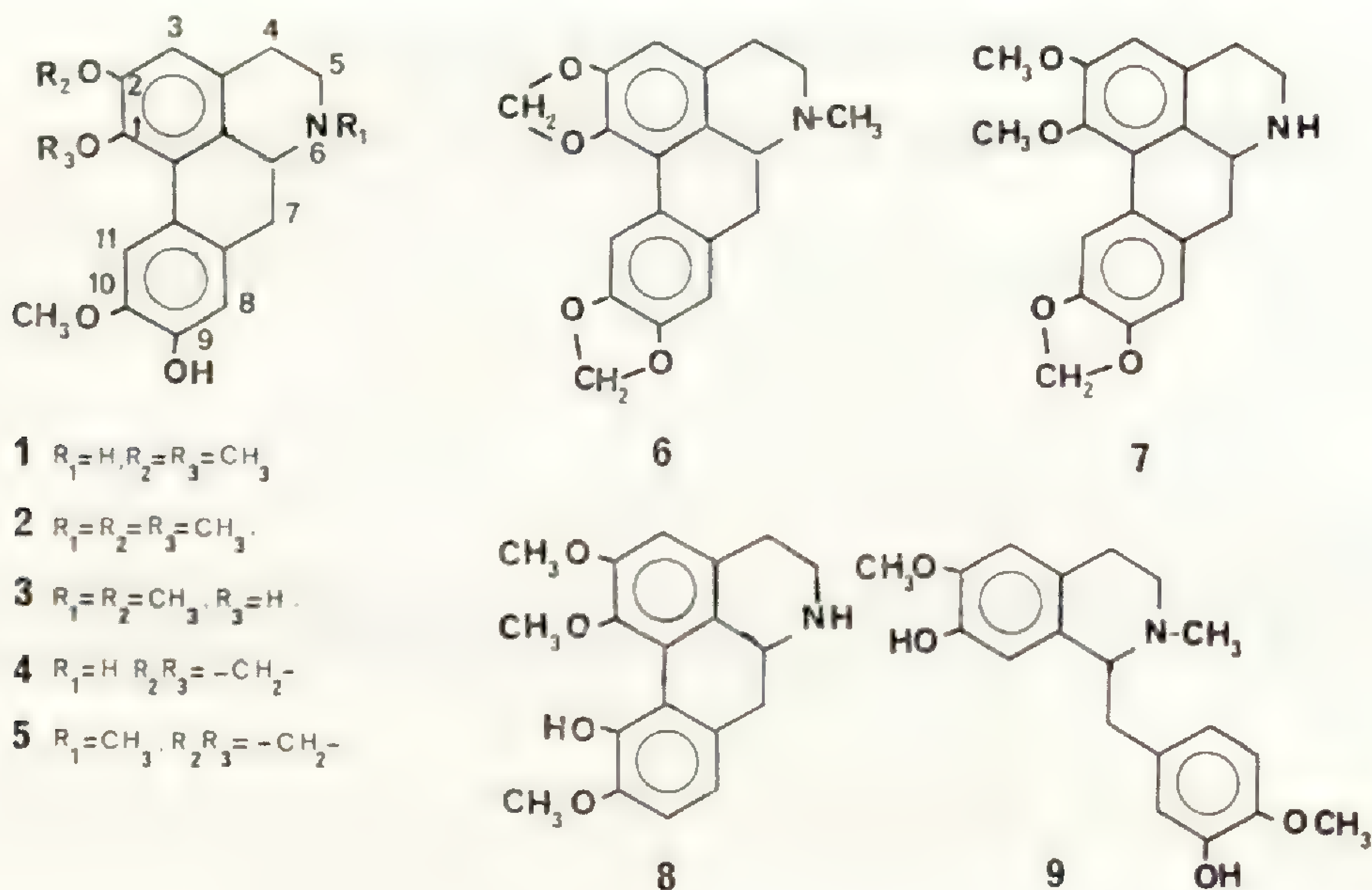
Après un dégraissage par l'éther de pétrole, les alcaloïdes sont extraits de manière classique (éther en milieu ammoniacal) et séparés en bases phénoliques et non phénoliques par partage entre l'éther et une solution normale d'hydroxyde de sodium. Les rendements obtenus sont faibles : alcaloïdes phénoliques 0,09 % et alcaloïdes éthers 0,13 %. Les alcaloïdes totaux sont séparés par une suite de chromatographies sur colonnes d'alumine désactivée et de chromatographies préparatives sur couches minces de gel de silice. Neuf alcaloïdes sont ainsi isolés et identifiés : une benzyltétrahydroisoquinoléine : la (+) réticuline *9* (déjà isolée d'autres *Hernandia* (**5**)) et huit aporphines.

Sept de ces structures aporphiniques — et c'est là une différence notable avec les écorces de tiges — sont des dérivés tétrasubstitués en 1, 2, 9 et 10, qu'il s'agisse de nor-aporphines : (+) laurotétanine *1*, (+) actinodaphnine *4*, (+) nor-nanténine *7* ou d'aporphines au sens strict : (+) N-méthyl laurotétanine *2*, (+) isoboldine *3*, (+) N-méthylactinodaphnine *5*, (+) néolitsine *6*. Un seul alcaloïde est substitué en 1, 2, 10 et 11, la (+) norisocorydine *8*.

On remarquera que seuls quatre alcaloïdes sont communs aux écorces de tiges et aux feuilles, à savoir : la réticuline, la norisocorydine, la laurotétanine et la nornanténine.

* M. Lavault et J. Bruneton : *C.E.P.M., UER des Sciences Médicales et Pharmaceutiques, 16, bd Daviers 49000 — Angers, France.*
M.-M. Debray : *Centre ORSTOM de Nouméa, Nouvelle-Calédonie.*

Deux alcaloïdes n'ont pas été mis en évidence dans les écorces de tiges, mais ont déjà été rencontrés chez les Hernandiacées : la N-méthyllaurotétanine chez *H. catalpifolia* (**6**) et l'actinodaphnine isolée de *Illigera luzonensis* (**7**).



Les autres alcaloïdes isolés n'étaient pas décrits chez les Hernandiacées, qu'il s'agisse d'un composé présent dans de nombreuses familles comme l'isoboldine (Annonacées, Berbéridacées, Lauracées, Ménispermacées, Monimiacées, Papavéracées, Symplocacées, Renonculacées et Rhamnacées) (**2**, **3**), ou de composés rencontrés d'une façon plus sporadique : néolitsine des Lauracées (**8**, **9**) et N-méthyl actinodaphnine des Lauracées (**8**, **10**) et des Annonacées (**11**).

La présence quasi exclusive de composés substitués en 1, 2, 9, 10 dans les feuilles et en 1, 2, 10, 11 dans les écorces n'est pas surprenante, ce fait ayant déjà été noté par d'autres auteurs, en particulier chez des Annonacées (**12**). De la même façon on remarquera que la composition alcaloïdique rapproche la famille des Hernandiacées de celle des Lauracées, ce qui n'est pas pour surprendre compte tenu de leurs positions respectives dans la classification (**13**).

Partie expérimentale

Les alcaloïdes sont extraits en Soxhlet jusqu'à réaction de Mayer négative et purifiés par passage à l'état de chlorhydrates. Les chromatographies sur colonne sont réalisées avec de la silice Merck 0,06-0,2 et les chromatographies préparatives sur couches minces de gel de silice Merck H F 254. Les points de fusion sont mesurés en tube capillaire, les spectres infrarouge sur Perkin Elmer 457, les spectres de RMN, déterminés dans le deutérochloroforme, sont enregistrés sur Varian E M 360. Les alcaloïdes sont identifiés par leurs constantes et leurs caractéristiques spectrales et — quand cela a été possible — par comparaison avec un échantillon authentique [1]. Les constantes de ces composés ayant été publiées par ailleurs, elles ne sont pas décrites ici.

1. Nous remercions MM. A. Cavé et M. Lebœuf pour la fourniture d'échantillons de référence.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Pernet, R., 1971. — Revue des Hernandiacées. *Planta med.*, **20** (4) : 314-319.
2. Guinaudeau, H., M. Lebœuf et A. Cavé, 1975. — Aporphine alkaloids. *Lloydia*, **38** (4) : 275-338.
3. Guinaudeau, H., M. Lebœuf et A. Cavé, 1979. — Aporphine alkaloids II. *J. nat. Products.* **42** (4) : 325-360.
4. Lavault, M., M.-M. Debray et J. Bruneton, 1980. — Plantes de Nouvelle-Calédonie : Alcaloïdes des écorces de tiges de *Hernandia cordigera*. *Planta med.* (à paraître).
5. Furukawa, H., et S. T. Lu, 1966. — Alkaloids of *Hernandia ovigera* L.. II. Structure of hernangerine, a new aporphine alkaloid. *Yakugakuzasshi*, **86** (12) : 1143-1147.
6. Cava, M. P., K. Bessho, B. Douglas, S. Markey et J. A. Weisbach, 1966. — *Hernandia* alkaloids. II. Hernandaline a new elaborated aporphine structural type. *Tetrahedron Lett.*, (36) : 4279-4282.
7. Wang, S., et S. H. Cheng, 1968. — Alkaloids of *Illigera luzonensis*. *J. pharm. Soc. Japan*. **88** : 1148-1153.
8. Cava, M. P., K. V. Rao, B. Douglas et J. A. Weisbach, 1968. — The alkaloids of *Cassytha americana*. *J. org. Chem.*, **33** : 2443-2446.
9. Hui, W. H., S. N. Loo et H. R. Arthur, 1965. — New aporphine alkaloids from *Neolitsea pulchella*. *J. Chem. Soc.* : 2285-2286.
10. Vecchieti, V., C. Casagrande et G. Ferrari, 1977. — Farmaco ed. Sci., **32** : 767.
11. Yang, T. H., C. M. Chen et S. S. Kuan, 1971. — Studies on the alkaloids of *Anona glabra* L. (I). The isolation of N. methylactinodaphnine. *J. Chin. chem. Soc., Taipei*, **18** : 133.
12. Roblot, F., R. Hocquemiller et A. Cavé, 1980. — *Communication personnelle.*
13. Hooker, J. D., et B. D. Jackson, 1946-1965. — Index kewensis. Oxford, Clarendon Press.

Manuscrit déposé le 16 juillet 1980.

Le Comité de Rédaction du Bulletin du Muséum *remercie les spécialistes qui ont bien voulu prêter leur concours pour le choix et l'examen critique des manuscrits reçus au cours de l'année 1980 :*

G. Aymonin, MNHN, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

P. Bourrely, MNHN, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

N. Hallé, MNHN, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

J.-L. Hamel, MNHN, Laboratoire de Biologie végétale appliquée, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

H. Heine, MNHN, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

G. Jacques, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

S. Jovet, MNHN, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

J.-F. Leroy, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

D. Molho, MNHN, Laboratoire de Chimie appliquée aux corps organisés, 63, rue de Buffon, 75005 Paris.

R. Nozeran, Laboratoire de Botanique II, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay cedex.

Achevé d'imprimer le 13 mai 1981.

IMPRIMERIE NATIONALE

0 564 003 5

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935.
A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées. (Format in-4°.)

A — Zoologie

Dernières parutions

T. 107 — Beveridge (Ian). — A taxonomic revision of the genera *Cittotaenia* Riehm, 1881, *Ctenotaenia* Railliet, 1893, *Mosgovoyia* Spasskii, 1951, and *Pseudocittotaenia* Tenora, 1976 (Cestoda : Anoplocephalidae). 1978, 64 p., 102 fig.
T. 108 — Peignoux-Deville (Jacqueline). — Rôle du corps ultimobranchial (C.U.B.) dans la régulation du métabolisme calcique chez les Poissons Téléostéens. 1978, 71 p., 17 tabl., 11 pl. h.-t.
T. 109 — Auteurs multiples (Loïc Matile, éd.). — Faune entomologique de l'archipel des Comores. 1978, 388 p., fig., pl.
T. 110 — Pelletier (Jean). — Révision des espèces du genre *Marcina* F. Walker (Lépidoptères, Noctuidae, Ophiderinae). 1978, 143 p., 158 fig., 6 pl. h.-t.
T. 111 — Heim (Jean-Louis). — Les squelettes de la sépulture familiale de Buffon à Montbard (Côte d'Or). Étude anthropologique et génétique. 1979, 79 p., 22 tabl., 19 fig., 8 pl. h.-t.
T. 112 — Guinot (Danièle). — Données nouvelles sur la morphologie, la phylogenèse et la taxonomie des Crustacés Décapodes Brachyoures. 1979, 354 p., 70 fig., 27 pl. h.-t.
T. 113 — Bayssade-Dufour (Christiane). — L'appareil sensoriel des Cercaires et la systématique des Trématodes digénétiques. 1979, 81 p., 42 fig.

A paraître

T. 114 — Boucher (Guy). — Facteurs d'équilibre d'un peuplement de Nématodes des sables sublittoraux.
T. 115 — Atlas des Cercaires.
T. 116 — Betsch (Jean-Marie). — Éléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes).
T. 117 — Illg (Paul L.) & Dudley (Patricia L.). — The family Ascidicolidae and its subfamilies (Copepoda, Cyclopoida), with descriptions of new species.
T. 118 — Tillier (Simon). — Gastéropodes terrestres et fluviatiles de Guyane française.

B — Botanique

T. 26 — Diptérocarpacées. Taxonomie — Phylogénie — Écologie. (Entretiens du Muséum, Paris 14-17 juin 1977.) 1979, 162 p., fig. pl.

C — Sciences de la Terre

Dernières parutions

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.
T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.
T. 43 — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig. pl.

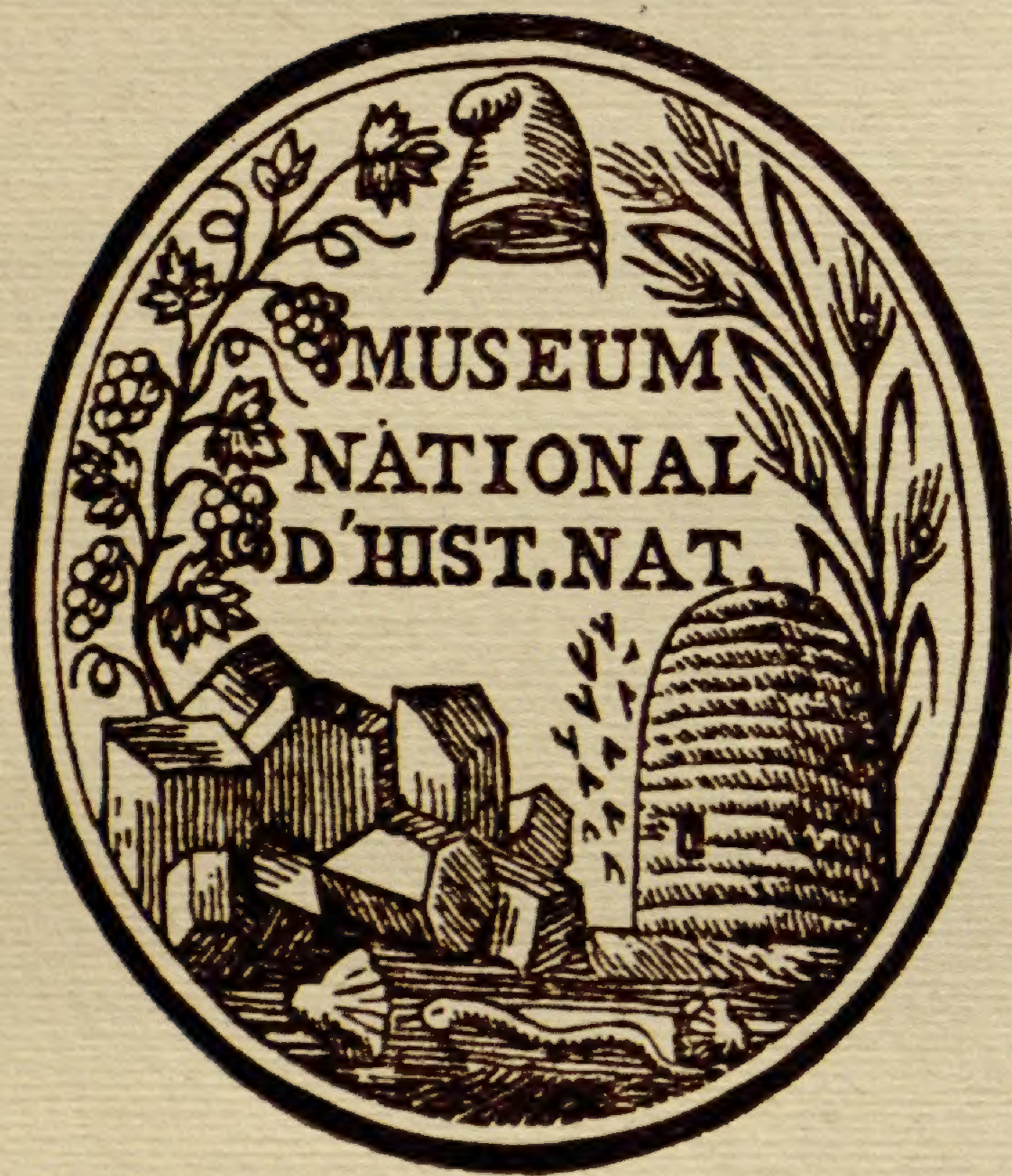
A paraître

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens.

D — Sciences physico-chimiques

T. 4 — Mercier (Christiane). — Synthèse de produits naturels dérivés du noyau diméthyl-2 2,chromène. 1969, 70 p.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.